Asterolepis ornata Eichw. und das Antiarchi-Problem

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Philosophischen Fakultät der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

WALTER GROSS

aus Riga

Tag der mündl. Prüfung: 28. November 1929

Tag der Promotion: 9. Dezember 1930

Stuttgart 1930

E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung

(Erwin Nägele) G. m. b. H.

44

Referenten:

Prof. Dr. J. F. Pompeckj.

Prof. Dr. R. Hesse.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Die Dissertation erscheint mit den Tafeln im gleichen Umfang im Bd. LXXV der Zeitschrift Palaeontographica im Verlage der E. Schweizerbart'schen Verlagsbuchhandlung (Erwin Nägele) G. m. b. H. in Stuttgart.

Druck von Ernst Klett, Stuttgart.

ASTEROLEPIS ORNATA EICHW. UND DAS ANTIARCHI-PROBLEM.

VON

WALTER GROSS AUS RIGA.

MIT 24 TEXTFIGUREN UND TAF. I—XII.

Inhalt.

Asterolepis ornata Eichw. und das Antiarchi-Problem.

Seite

Einleitung 3

I. Teil.

Asterolepis ornata Eichw. 5

1. Horizontale und vertikale Verbreitung von *A. ornata* 5
2. Die Einbettungsart der Fischreste im Gestein 6
3. Nomenklatorische Vorbemerkungen 7
4. Histologie der Knochen 8
   a) Allgemeines und Einteilung 8
   b) Die Tuberkelschicht 9
   c) Die Grundlamellenschicht 13
   d) Die Spongiosa 14
   e) Der Siebknochen der Gelenke 16
   f) Der Faserknochen und das Randwachstum der Knochenplatten 19
5. Osteologie 20
   A. Die Synarthrosen 20
   B. Die Reste des Seitenliniensystems auf dem Knochenpanzer 21
   C. Beobachtungen über die einzelnen Panzerabschnitte als Ganzes 23
   D. Spezielle Osteologie 25
      a) Der Kopfpanzer 25
      b) Der Rumpfpanzer 28
      c) Das Arthropterygium 35
         Proximalglied 35
         Distalglied 37

Seite

6. Anatomie und Mechanik der Gelenke 39
A. Das Schultergelenk 39
a) Anatomie 39
b) Mechanik 40
B. Das Transversalgelenk des Arthropterygiums 43
a) Anatomie 43
b) Mechanik 45
C. Das Arthropterygium als kinematische Kette 45
D. Das Occipitalgelenk 46
a) Anatomie 46
b) Mechanik 47
E. Das Operculargelenk 48

II. Teil.

Cypholepis livonica nov. gen. nov. spec. 49

III. Teil.

Das Antiarchi-Problem.

1. Systematik der Antiarchi 50
2. Das Arthropterygium der Antiarchi 52
3. Vergleichend morphologische Betrachtung der Antiarchi 53
A. Vergleich der Antiarchi mit den Ostracodermen 53
B. Vergleich der Antiarchi mit den Pisces 53
a) Antiarchi und Arthrodira 54
Schädel 54
Rumpf und Extremitäten 55
b) Antiarchi und Teleostomen, Dipnoi und Stegocephalen 55
Schädel 55
Schultergürtel 57
4. Stellung der Antiarchi im System 57
5. Horizontale und vertikale Verbreitung der Antiarchi 58

Literaturverzeichnis:

1. Die Spezialliteratur über die Antiarchi 60
2. Literatur zu Kapitel I, 4 (Histologie der Knochen) 62
3. Literatur zu Kapitel I, 6 (Anatomie und Mechanik der Gelenke) 62

1. Einleitung.

Im letzten Jahrzehnt sind die Antiarchi kaum Gegenstand einer Untersuchung gewesen. Die letzten bedeutenderen Arbeiten sind die von JAEKEL (1903) und von HOFFMANN über das Ruderorgan der Asterolepiden (1911). Im Jahre 1916 schlossen sich zwei kleinere Arbeiten HOFFMANN's an.

Im Jahre 1920 begann ich mit dem Sammeln von Fossilien im baltischen O l d R e d. 1924 war meine Sammlung so groß geworden, daß ich mit Hilfe des Materials Nachprüfungen der HOFFMANN'schen Untersuchung vornehmen konnte. Dabei kam ich zu Resultaten, die ganz den Angaben PANDER's entsprachen, den HOFFMANN'schen dagegen diametral entgegengesetzt waren. Zugleich stellte ich fest, daß die alte PANDERsche Rekonstruktion eine Mischrekonstruktion von *Asterolepis ornata* EICHWALD und *Pterichthys milleri* AG. darstellt. Die Abbildungen der meisten Rumpfknochen entsprechen nicht den Verhältnissen bei *Asterolepis ornata*. Aber auch einige der von HOFFMANN rekonstruierten und gezeichneten Knochen des Ruderorganes entsprechen keineswegs der Wirklichkeit. Ferner erlaubte mir das Material, die Streitfrage zwischen JAEKEL und HOFFMANN über die Zahl der Seitenplatten des Rumpfes zu entscheiden.

Diese Ergebnisse regten mich an, im Jahre 1927 und 1928 in viel größerem Maßstabe Aufsammlungen vorzunehmen und die Funde wissenschaftlich zu untersuchen.

Die Richtlinien für die Untersuchungen ergaben sich aus dem Material. Bevor ich an eine G e s a m t r e k o n s t r u k t i o n schreiten konnte, mußte erst der größte Teil der Rumpfknochen aus den oben angeführten Gründen rekonstruiert werden. Versuche, die Gesamtrekonstruktion zeichnerisch vorzunehmen, wie es etwa TRAQUAIR und andere Forscher geübt hatten, erwiesen sich bei der Beschaffenheit des baltischen Materials als unmöglich. Ich führte die Rekonstruktion dann so durch, daß ich das Tier in Ton modellierte, indem ich Stück für Stück des Panzers den Knochen nachbildete, dabei andauernd genaue Messungen vornehmend. Das Modell erlaubte mir, viel einwandfreiere Abbildungen vom ganzen Panzer herzustellen, da sich die perspektivischen Fehler, die sich in den zeichnerischen Rekonstruktionen in hohem Maße finden, vermeiden ließen. Diese erste Untersuchung ergab also eine neue Rekonstruktion des gesamten Panzers, ferner eine genaue Darstellung der bisher falsch oder gar nicht wiedergegebenen Elemente des Panzers. Es wurde besonders die Innenseite der Knochen untersucht, die Knochennähte und das Seitenliniensystem.

An diese Untersuchung schloß sich die genaue Erforschung der A n a t o m i e und M e c h a n i k der G e l e n k e, um eine sichere Kenntnis der Bewegungsmöglichkeiten und Funktion der einzelnen Panzerabschnitte zu erlangen. Das O c c i p i t a l - und O p e r c u l a r g e l e n k waren bisher überhaupt nicht genauer untersucht worden. Zu einer völligen Klärung der Frage nach der Funktion der sogenannten „Ruderorgane" führte aber auch diese Untersuchung nicht.

Es schien mir lohnend, auch den h i s t o l o g i s c h e n A u f b a u d e r K n o c h e n näher kennen zu lernen und damit die Ergebnisse der GEBHARD'schen Untersuchungen aus dem Jahre 1907 nachzuprüfen und eventl. weiter auszubauen. Weit über 100 mikroskopische Dünnschliffe lieferten ganz überraschende Resultate. Die Knochen erwiesen sich in ihrem Aufbau sehr viel differenzierter, als es die GEBHARD'schen Darstellungen vermuten ließen. Mit Hilfe der Schliffe konnte das W a c h s t u m der Knochen eingehend studiert werden. Ferner brachte diese Untersuchung Klarheit in viele makroskopisch wahrnehmbare Eigentümlichkeiten der Knochen. Diese Ergebnisse regten mich an, auch die übrigen Fischreste des mittleren

baltischen Old Red, die den gleichen günstigen Erhaltungszustand aufweisen, histologisch zu untersuchen. Diese Arbeit führte ich allerdings erst später, nämlich im Frühjahr 1929 im Geologischen Institut in Berlin durch, und hoffe sie demnächst abzuschließen.

Meine zahlreiche Exkursionen in Livland, Kurland und Estland machten mich aufs beste mit dem Old Red des Gebietes bekannt. Die kurzen Kapitel über die horizontale und vertikale Verbreitung der baltischen mitteldevonischen Antiarchi und die Art ihrer Einbettung im Gestein schildern diese Beobachtungen. Die Beschreibung der spärlichen Reste einer neuentdeckten Antiarchigattung beschließt diesen Teil meiner Arbeit.

Diese intensive und auf Grund eines sehr großen Materials durchgeführte Erforschung einer Antiarchiart nötigte mich zu einer Erweiterung der Arbeit. Im zweiten Teil der Arbeit wird die gesamte Antiarchifrage mit allen ihren Teilproblemen aufgerollt. Eine Vereinfachung der Systematik dieser Tiergruppe erwies sich als unumgänglich notwendig. Erst recht aber eine kritische Untersuchung über die Natur der sogenannten Ruderorgane. Dieser Name, der in jeder Beziehung den wirklichen Verhältnissen widerspricht, mußte durch einen brauchbaren ersetzt werden. Die Ruderorgane sind weder Organe, noch eignen sie sich zum Rudern. Es sind echte Extremitäten sui generis, über deren mögliche Homologie im phylogenetischen Sinne wir fürs erste noch völlig im Unklaren sind.

Die Jaekel'sche Arbeit von 1903 und die Hoffmann'sche Arbeit von 1911 mit ihrer Einführung einer neuen Nomenklatur und weitgehenden Homologieversuchen nötigten mich zu einer ausführlichen Stellungnahme zu diesen Fragen. Die Behandlung dieser Fragen geschieht nach der Methode der idealistischen Morphologie. Keineswegs aber um dieser Forschungsart der Biologie damit zum Wiederaufleben zu helfen, wie es neuerdings von seiten einiger Forscher versucht wird, sondern weil wir in dieser Frage noch so sehr in den Anfängen stecken, daß eine eigentliche biologische Behandlung nach phylogenetischen oder physiologischen Gesichtspunkten kaum möglich ist. Aufgabe der idealistischen Morphologie mit ihrer Lehre von den Bauplänen ist es, Vorarbeit zu leisten, das biologische Material zu ordnen und es beschreibend und vergleichend darzustellen. Der bei weitem größere Teil der eigentlichen Biologie ist eine allgemeinbegriffliche Naturwissenschaft, die Regeln und Gesetze sucht und in der Physiologie ihre Darstellung findet. Die Phylogenie ist der Teil der Biologie, der individualisierend vorgeht; ihr geht es nicht um Gesetze, sondern um Individualitäten. Diesen beiden Grunddisziplinen der Biologie liefert die Morphologie, die zurzeit öfters fälschlicherweise der Physiologie logisch koordiniert und der Phylogenie sogar übergeordnet wird, das vorbereitete und geordnete Material. Als Paläontologen interessiert mich natürlich die Phylogenie besonders. Doch erlaubt das Material und die bisher bekannten chronologischen Daten noch nicht eine Behandlung der Antiarchi nach den Gesichtspunkten einer genetischen Individualwissenschaft.

Diese Ausführungen sollen zur Rechtfertigung der Methode dienen, die im zweiten Teil der Arbeit besonders bei den Vergleichen des Panzers der Antiarchi mit dem Außenskelett anderer Fische angewandt wurde. Die Ergebnisse dieser Vergleiche gaben wiederum die Grundlage für das Kapitel über die Stellung der Antiarchi im System. Es schließt sich dann als letztes Kapitel eine kurze Darstellung der horizontalen und vertikalen Verbreitung der Antiarchi an, um dem Ganzen auch nach dieser Seite einen Abschluß zu geben.

Der erste Teil dieser Arbeit hätte ohne die Untersuchungen, die im zweiten Teil wiedergegeben werden, nicht durchgeführt werden können. Ein Teil bedingt den anderen. Die Ergebnisse des ersten Teiles fördern die kritische Untersuchung im zweiten Teil, dessen Resultate dann wiederum in die Darstellung des ersten Teiles hineingearbeitet sind. Die ganze Arbeit ist ja nicht genau in der Reihenfolge der Darstellung ent-

standen, sondern alle diese Fragen sind so miteinander verflochten, daß sie eigentlich gleichzeitig, dauernd einander fördernd ihrer Lösung entgegengebracht wurden.

Zum Schluß der Einleitung möchte ich noch allen, die mich bei der Arbeit mit Rat und Tat unterstützt haben, meinen herzlichsten Dank aussprechen. In erster Linie danke ich Herrn Prof. Dr. K. R. KUPFFER, dem Präses des Naturforschervereins in Riga, für das Interesse, das er als erster meiner Arbeit bewies, und für die Förderung derselben durch Überlassung der von mir dem Museum des Vereins in den Jahren 1921 bis 1925 geschenkten Funde zur wissenschaftlichen Untersuchung. Ferner danke ich der Studienstiftung des deutschen Volkes, die mir durch Gewährung eines Stipendiums die Möglichkeit gab, im Jahre 1928 in bedeutendem Maße Sammlungen im Gelände vorzunehmen und damit die Arbeit ganz wesentlich zu fördern. Meinen ganz besonderen Dank möchte ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. POMPECKJ aussprechen für die Ermöglichung des Abschlusses der Arbeit und für den vielfachen Rat, den er mir zuteil werden ließ. Herrn Prof. Dr. WEDEKIND danke ich für das Interesse, das er meiner Arbeit während der Zeit, wo ich im Marburger Geologischen Institut arbeitete, entgegengebracht hat. Zu großem Dank bin ich Herrn Prof. Dr. JAKOBSHAGEN für die Unterstützung bei der Herstellung einer Reihe von Abbildungen und Herrn Prof. Dr. NAUCK für die liebenswürdige Beschaffung mir sonst schwer erreichbarer anatomischer Literatur verpflichtet. Herrn Prof. Dr. R. DOHRN und meinem Onkel, Dr. J. GROSS, danke ich herzlichst für die Unterstützung während eines dreimonatigen Aufenthaltes in Neapel, den ich neben anderem zum Studium der Arthropodengelenke und des Occipitalgelenkes der Rochen, ferner zum Studium der Spezialliteratur in der großen Bibliothek der Station verwendete. Herrn Dr. W. O. DIETRICH, Berlin, danke ich für die freundliche Unterstützung bei der Beschaffung von Literatur und technischen Hilfsmitteln. Zum Schluß danke ich noch herzlichst meinem Bruder ROLAND GROSS für die unermüdliche Hilfe bei dem oft so äußerst mühsamen Sammeln des Materials im Gelände.

I. Teil.

Asterolepis ornata Eichwald.

1. Horizontale und vertikale Verbreitung von *Asterolepis ornata*.

Sicher erwiesen ist das Vorkommen von *Asterolepis ornata* nur im mittleren Old Red (= „untere Sandsteine") des baltischen und nordwestrussischen Devongebietes, also nur unterhalb der Sedimente der großen obermitteldevonischen Transgression. In der baltischen und russischen Literatur über das Devon dieses Gebietes wird *A. ornata* auch für das obere Old Red neben *Bothriolepis panderi* LAHUSEN angeführt. Mir persönlich ist nur das baltische obere Old Red bekannt. Nie habe ich an den häufig so fossilreichen Fundstellen des oberen Devons in Kurland und Livland einwandfreie Reste von *Asterolepis ornata* gefunden; selbst in den so ungemein fossilreichen Knochenbreccien bei Brahmbergshof an der Düna nicht. Über die Verhältnisse in Rußland liegen mir ebenfalls negative Angaben vor. Herr D. OBRUTSCHEW (Leningrad) war so freundlich, mir auf eine Anfrage mitzuteilen, daß in den großen Sammlungen des Berginstitutes in Leningrad ebenfalls keine Reste von *A. ornata* aus dem oberen Old Red vorhanden wären. Die Angaben der älteren Forscher (WENJUKOW, TSCHERNITCHEFF und ARCHANGELSKI) sind auf die Übernahme alter, zum Teil fehlerhafter Bestimmungen zurückzuführen.

Jedem, der Gelegenheit gehabt hat, die Fischreste des baltischen mittleren und oberen Old Reds zu vergleichen, wird der starke Unterschied aufgefallen sein. Im mittleren Old Red ist *A. ornata* bei weitem das häufigste Fossil. Ferner die Reste der Psammosteiden und des *Dendrodus biporcatus* AG. Die übrigen Fischreste, die sich auf *Coccosteus livonicus* EASTMAN, *Cricodus* spec. (= *Polyplocotus* PANDER), *Osteolepis*, *Glyptolepis*, *Heterosteus* und *Homosteus*, *Onchus*, *Dipterus* und *Ptyctodus* verteilen, finden sich relativ bedeutend seltener. *Heterosteus*, der Psammosteide *Pycnosteus palaeformis* PREOBRASCHENSKI und wohl auch *Homosteus* kommen nur in den unteren Schichten des mittleren Old Reds vor, so bei Dorpat, am Burtnecksee, Blauen Berge in Kurland, und können direkt zur biostratigraphischen Kennzeichnung dieser Schichten benutzt werden.

Im oberen Old Red dagegen dominiert *Bothriolepis panderi*, *Holoptychius giganteus* und andere Holoptychier mit ihren dicken und großen Schuppen. *Asterolepis ornata* und *Dendrodus* sind verschwunden. Von den im mittleren Old Red so ungemein häufigen Psammosteiden findet man im baltischen Gebiet nur spärliche Reste. Trotzdem die Fischfauna des oberen Old Reds noch gar nicht systematisch untersucht worden ist, fällt der Unterschied zum mittleren Old Red sofort auf. Auch für das marine obere Mitteldevon wird *Asterolepis ornata* angegeben. Aber auch hier muß nachgeprüft werden, ob es sich bei diesen Resten wirklich um unsere Art und nicht um *Bothriolepis* handelt.

2. Die Einbettungsart der Fischreste im Gestein.

Von Interesse ist eine Schilderung der Einbettungsart der Fossilien im Gestein. Das baltische mittlere Old Red ist ein grobkörniger l o c k e r e r Sandstein. Er erinnert stark an den Stubensandstein des Marburger mittleren Buntsandsteines, der ebenfalls durch Zurücktreten des Bindemittels so locker wird, daß er an der Luft zerfällt. Die Schichtung tritt häufig sehr stark zurück und wird nur durch den oft sehr auffälligen Farbwechsel angedeutet. In dem feinkörnigeren, lebhaft roten und glimmerhaltigen Sandstein findet man nur selten ganz vereinzelte abgerollte Knochenbruchstücke. Im lockeren hellen und grobkörnigen Sandstein findet man die Knochen viel häufiger, oft in großen Mengen beieinander. Hat man das Glück, auf Kieseinlagerungen zu stoßen, so findet man die Knochen meist zu richtigen Knochenbetten vereinigt. Die erbsen- bis walnußgroßen Rollquarze sind stark abgerundet und bilden oft viele Meter lange und 10 bis 50 cm mächtige Linsen. Groß ist die flächenhafte Ausbreitung dieser Linsen nicht und sie keilen rasch aus. Aber auf der gleichen Schichtfuge, soweit man in diesem Sandstein von einer solchen sprechen kann, trifft man häufig wieder ähnliche Linsen. In diesen Linsen liegen die Knochen wirr durcheinander. Bald kehren sie die Außenseite zu oberst, bald die Innenseite. Aber ebenso häufig stehen die Platten schräg oder völlig senkrecht zur Horizontalebene. Die großen Psammosteusplatten sind oft fest aufeinander gepackt. Die Knochen gehören ganz verschiedenen Fischen und verschiedenen Individuen der einzelnen Arten an. Nur selten hat man den Eindruck, daß die Antiarchiknochen etwa von einem Individuum herstammen. Es liegen die kleineren Knochen jüngerer Tiere dicht neben den großen alter Tiere. Die großen Rumpfkochen finden sich kaum jemals in heilem Zustande, meist fehlt mindestens die Hälfte. Viel häufiger finden sich die einzelnen Schädelknochen unversehrt und erst recht die der Extremitäten. So ein Kiesnest mit Knocheneinlagerungen erinnert stark an die Geröllbänke oder Kiesbänke, wie sie die Flüsse an ihren Biegungen aufwerfen. Recht selten dagegen findet man P f l a n z e n r e s t e in Form von Bruchstücken großer zylindrischer Röhren von ca. 10 cm Durchmesser und verschiedener Länge bis zu 50 cm. In der Mitte der mit Sand erfüllten Röhren befindet sich meist eine gerillte feste Achse von oft 1½ cm Durchmesser. Ich habe

diese Objekte nicht näher untersucht. Interessant sind diese Reste relativ großer Pflanzen deswegen, weil sie auf die Nähe von Land hinweisen. In der Literatur über das baltische Old Red sind sie nicht erwähnt. Zwischen diesen Pflanzenresten findet man nur selten Knochen, wohl aber Pflanzenreste in den Knochenbetten.

Obwohl die Knochen stark zerbrochen sind, glaube ich nicht, daß sie einen weiten Transport bis zu ihrem endgültigen Einbettungsort hinter sich haben. Denn dazu sind die Knochen mit ihrer glänzenden Oberfläche viel zu schön erhalten. Wohl aber findet man in ein und demselben Lager verschieden gut erhaltene Reste.

Die Farbe wird stark durch die Farbe des Bindemittels des Sandsteines bestimmt. Meist sind die Knochenplatten schön dunkelbraun, oft auch glänzend schwarz. Noch in ganz hellweißgelbem Sandstein findet man ganz dunkle Platten. In dem weißen Sandstein unter dem Dolomit sind die Knochen nur selten hellbraun, meist völlig weiß. Die andere chemische Zusammensetzung des Bindemittels, vor allem das Fehlen von Eisenoxyd bedingt diesen Farbwechsel. Die einheitlich tiefroten Felsen sind meist völlig fossilleer, ebenfalls oft die ganz weißen unter dem Dolomit. Die hellgelben grobkörnigen und unregelmäßig geschichteten dagegen führen viele Knochen. In manchen derartigen Sandsteinen mit deutlicher Diagonalschichtung findet man nur ganz kleine Reste, winzige Zähne von *Dendrodus biporcatus*, *Cricodus*, Schuppen vom *Osteolepis*, kleine Rumpf- und Schwanzschuppen von *Psammosteus* und die Knochen ganz junger Individuen von *Asterolepis ornata*. Diese Fundstellen zeigen deutlich, wie hier das Fortbewegungsmittel, sei es nun Wasser oder Wind, die festen Gegenstände selektiv abgesetzt hat. Fast möchte man an Windablagerungen denken.

Im Kapitel über die Histologie der Knochen weise ich darauf hin, daß die Häufigkeit und die gute Erhaltung der Knochen hauptsächlich von ihrem histologischen Aufbau abhängt.

3. Nomenklatorische Vorbemerkungen.

Aus praktischen Gründen behandle ich diese Frage vor der Beschreibung der histologischen und osteologischen Untersuchungsergebnisse. Die nähere Begründung und Rechtfertigung der Einführung neuer Bezeichnungen für einzelne Knochen erfolgt dann jeweils in den Kapiteln, die sich speziell mit diesen morphologischen Elementen befassen.

Für die Knochen des Schädels und des Rumpfes hat PANDER eine sehr brauchbare und völlig neutrale Nomenklatur geschaffen, nach rein deskriptiv topographischen Gesichtspunkten. Diese Nomenklatur wurde von LAHUSEN, TRAUTSCHOLD, TRAQUAIR, WHITEAVES, ROHON, PATTEN und anderen übernommen. TRAQUAIR führte für die Knochen des Ruderorgans englische Bezeichnungen ein, da PANDER diese Knochen nicht benannt hatte. Von JAEKEL und HOFFMANN wurden die Bezeichnungen verändert; phylogenetische Spekulationen gaben dazu den Anlaß. Dabei weichen die HOFFMANN'schen Bezeichnungen größtenteils von denen JAEKEL's ab. HOFFMANN hat fernerhin deutsche Bezeichnungen für die Knochen des Ruderorgans eingeführt, die durchaus brauchbar sind.

Da die Homologisierungsversuche JAEKEL's und HOFFMANN's, so anregend sie auch sein mögen, durchaus nicht überzeugen und durch die Untersuchungen des letzten Jahrzehnts ihrer Grundlagen beraubt worden sind, brauche ich in dieser Arbeit die alten gediegenen PANDER'schen Namen, die jederzeit ersetzt werden können, falls sich einwandfreie Homologien mit den Elementen irgendwelcher Baupläne anderer Fische nachweisen lassen. Einzelne der PANDER'schen Bezeichnungen konnten nicht beibehalten werden, da sie für ganz bestimmte Knochen rezenter Wirbeltiere gebraucht werden. Für die Knochen des Ruderorgans führe ich

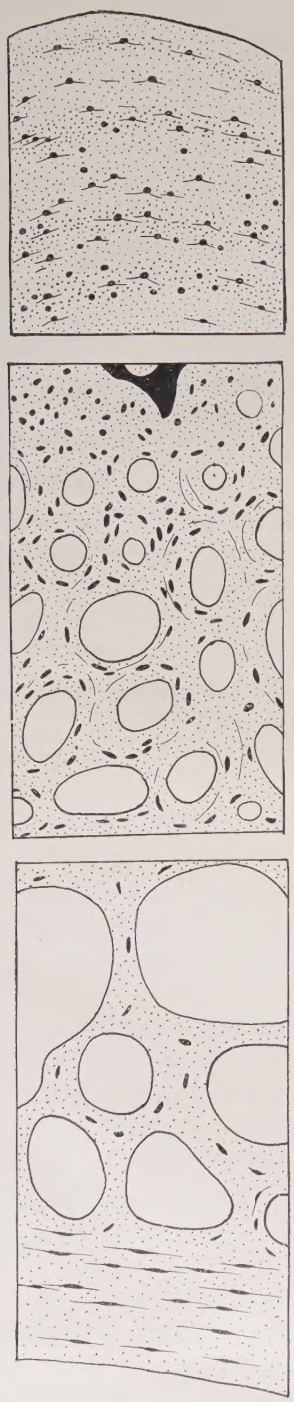

Abb. 1.
Vertikalschliff durch die drei Schichten der Knochen.

lateinische Bezeichnungen ein, die teils von TRAQUAIR übernommen, teils Übersetzungen der HOFFMANN'schen deutschen Bezeichnungen sind. Alle Knochen, die mit Gelenkflächen versehen sind, nenne ich ganz allgemein Gelenkknochen. Das sogenannte Ruderorgan (Seitenorgan ABEL's, Seitenstachel) nenne ich Arthropterygium, um damit anzudeuten, daß es sich nicht um ein beliebiges Organ eines Organsystems handelt, sondern um eine Extremität besonderer Art. Die Rechtfertigung dieser neuen Bezeichnung erfolgt an anderer Stelle.

4. Histologie der Knochen.

a) Allgemeines und Einteilung.

(Abb. 1 u. Taf. I, Fig. 4.)

Betrachtet man die Bruchflächen der Knochen von *Asterolepis ornata*, so wird man fast immer deutlich drei Schichten unterscheiden können. Zu oberst eine dichte, lamellöse Schicht, die die Tuberkeln bildet. Zu unterst eine sehr deutlich lamellöse Schicht, deren Lamellen parallel zur Innenfläche des Knochens verlaufen. Diese Schicht macht einen festen, kompakten Eindruck. Zwischen diesen festen Außen- und Innenschichten befindet sich eine spongiöse Schicht, die aufs reichlichste von Hohlräumen, Kammern und Kanälen erfüllt ist. Vorherrschend sind die Hohlräume, die von dünnen Knochenwänden umgeben sind. Die Enge und Weite dieser Hohlräume, ihr Zusammenfließen in größere oder ihr Übergehen in feinere Kanälchen ist sehr verschieden.

Alle drei Schichten bestehen aus echter Knochensubstanz mit zahlreichen Knochenkörperchen.

Dort, wo die Knochen aneinandergrenzten, sich also eine Syndesmose befand, besteht der Knochen aus echtem Faserknochen, oft ohne jede Spur von Knochenzellen, dafür aber ganz erfüllt mit groben Fasern und Faserbündeln. Reste dieses Faserknochens lassen sich oft noch recht tief in der Spongiosa wahrnehmen. Meist ist er aber von den Gefäßen mit ihren Osteoklasten restlos resorbiert und in Schalenknochen umgewandelt worden. Auch die Muskelfacetten weisen stets Faserknochen auf. Betreffs der Definition der Begriffe Faserknochen und Schalenknochen verweise ich auf die histologischen Arbeiten von F. WEIDENREICH (Knochenstudien I u. II, 1923).

Die Dicke der Schichten ist in den einzelnen Knochen verschieden. Meist kann man die Schichten auch mit bloßem Auge gut unterscheiden. Sind die Außen- und Innenschicht gut entwickelt, die Spongiosa dagegen schwach, so ist der Knochen hart und fest und findet sich daher häufig in ausgezeichnetem Erhaltungszustand. Ist der Knochen dagegen zu einem voluminösen Gebilde angeschwollen, so geschah das meistens mit Hilfe der Spongiosa, seltener mit der der Tuberkelschicht. Durch seinen reichlichen organischen Inhalt setzte ein

solcher Knochen der Zersetzung einen viel geringeren Widerstand entgegen, so daß er trotz seiner Mächtigkeit und Dicke seltener erhalten blieb.

Aus diesen drei Schichten bestehen alle Knochen des Panzers. Dazu tritt aber an bestimmten Stellen noch eine vierte Ausbildungsweise des Knochengewebes. An allen Gelenkstellen sieht man schon bei gewöhnlicher Betrachtung, daß der Knochen hier eine besondere Struktur aufweist. Der Knochen sieht hier rauh aus und ist wie ein Sieb von zahlreichen senkrecht aufsteigenden Kanälen durchbohrt. Dieser Siebknochen, wie ich diese Art des Knochengewebes nennen möchte, findet sich an den Stellen des Gelenkes, wo ein Schleifen der Gelenkteile aufeinander stattgefunden hat, niemals im Gebiete der Gelenkkapsel. Je nachdem, ob sich die Gelenkfläche auf der Außen- oder Innenseite befindet, tritt der Siebknochen außen oder innen auf. Ebenso wie dieser Knochen makroskopisch deutlich von den anderen Schichten sich unterscheidet, unterscheidet er sich auch mikroskopisch von ihnen.

b) Die Tuberkelschicht.

(Taf. I, Fig. 1, 2, 4 u. Taf. II, Fig. 1.)

Die Tuberkelschicht ist die oberste Schicht des Knochens und bildet die Tuberkeln, aber natürlich auch die glatten Stellen des Knochens, auf denen dickere Bindegewebsmassen lagen. Bekanntlich verschwinden die rauhen Skulpturen der Deckknochen (*Acipenser*, verschiedene Teleostier, Stegocephalia), sobald sie von dickeren Gewebemassen überlagert werden oder ganz in die Tiefe sinken.

Die Quer-, Längs- und Horizontalschliffe durch diese Schicht geben ein klares Bild von ihrem Aufbau. Auf einem Quer- oder Längsschliff sehen wir, daß sich diese Schicht ziemlich deutlich gegen die Spongiosa absetzt. Ihre Farbe ist meist hellgrau. Sie ist sehr deutlich lamellös geschichtet und ihre Knochenzellen haben eine ungemein charakteristische Gestalt. Sind die Tuberkeln flach und niedrig, so ist die Tuberkelschicht meist dünn und ziemlich massiv, d. h. von wenig Gefäßkanälen durchzogen. Sind die Tuberkeln aber hoch und gut ausgebildet, so ist die Schicht dick, und man kann die Tuberkeln als gedrungene Säulchen ziemlich tief in den Knochen hinein verfolgen (Abb. 2). So ganz besonders an dem angeschwollenen Jugularteil des Os ventrolaterale anterius. Zwischen diesen Tuberkelsäulchen streichen horizontale Gefäßkanäle, die die deutlich lamellöse Tuberkelschicht auflösen und sich ihrerseits mit konzentrischen Knochenschichten umgeben, die anders gestaltete und gerichtete Knochenkörperchen haben und sich durch ihre lebhaft gelbe Farbe deutlich abheben. Öfters liegen diese Kanäle in mehreren Lagen übereinander; die untersten sind dann meist am weitesten, die oberen enger. Dann und wann treten senkrechte Verbindungen auf. Größere Tuberkel erweisen sich meistens in ihrem Innern als Verschmelzungsprodukt zweier Tuberkel. Kaum jemals finden sich im Tuberkel selbst größere Gefäße, die sich mit konzentrischen Lamellen umgeben. Die Resorption der Tuberkelsäule geht meist von deren Basis aus, indem an sie von den Seiten Gefäße herantreten und die Säule in Spongiosa umwandeln. Oft sieht man noch zwischen den Gefäßen Überreste der Tuberkelsäule mit ihren charakteristischen Merkmalen. Zuletzt verschwinden auch diese und an ihre Stelle ist echte Spongiosa getreten. Deswegen nahm natürlich die Größe der Tuberkelsäule nicht ab, da sie ja andauernd oben durch Neuauflagerung von Lamellen weiter gebaut wurden.

Da die einmal gebildeten Lamellen nicht weiter verändert wurden, natürlich abgesehen von ihrer Resorption und Umwandlung in Spongiosa beim Wachstum des Knochens, so blieben im Innern der Schicht die Stadien erhalten, die gebaut wurden, als das Tier noch jünger war. Die Lamellen der Tuberkelspitze sind oft sehr stark gebogen, so daß sie im Quer- oder Längsschliff als Ellipsen erscheinen. Tiefer nehmen diese

Bogenlinien halbkreisförmige Gestalt an, um dann immer flacher zu werden und zuletzt in horizontale Lamellen überzugehen.

In den stark angeschwollenen Knochen fand intensiver Umbau statt. Daher ist das Bild ihres Aufbaus etwas abweichend. Die Tuberkelsäulen lassen sich ganz auffallend tief in den Knochen hinab verfolgen.

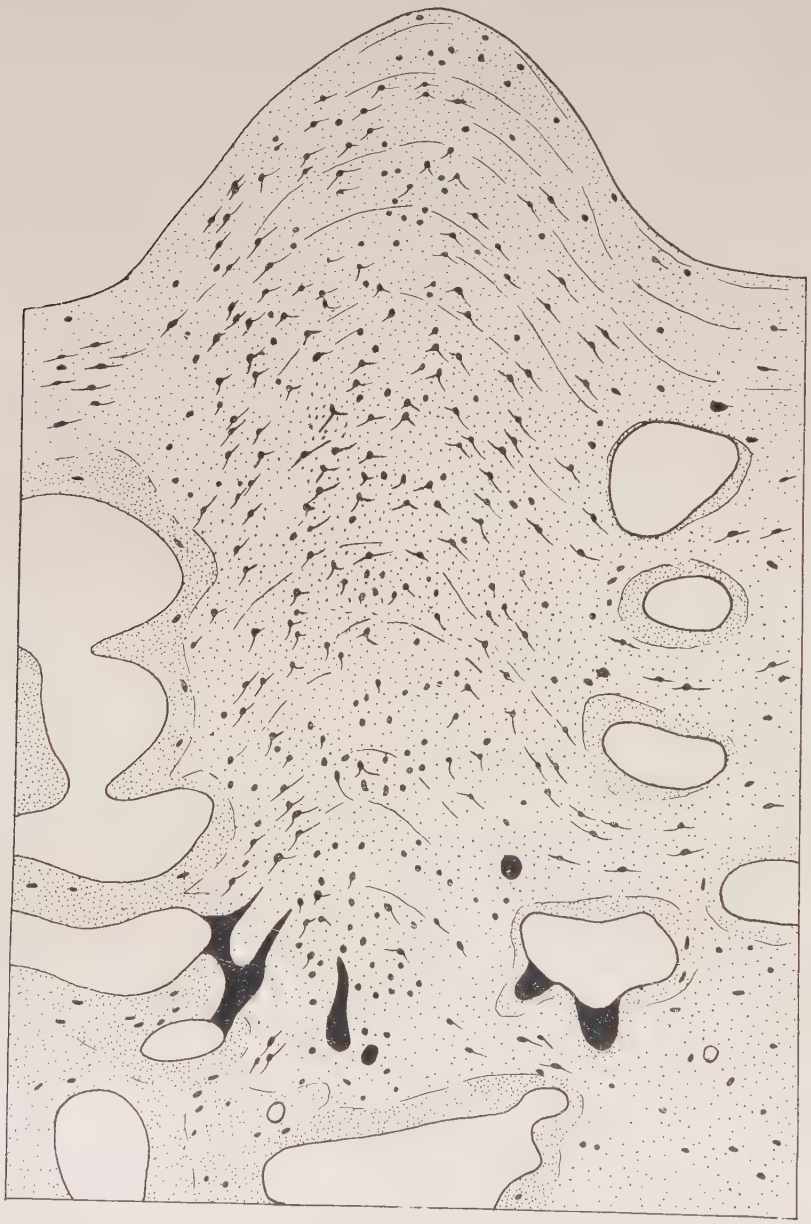

Abb. 2. Vertikalschliff durch eine Tuberkelsäule des Os margin. extern. mit angrenzenden Resorptionsräumen der vordringenden Spongiosa.

Von einer scharfen Grenze zwischen Tuberkelschicht und Spongiosa ist nichts zu sehen. Zwischen den Tuberkelsäulen sieht man überall die Quer- und Längsschnitte von Gefäßen, die die Resorption der Schicht vornahmen. Es herrscht hier nicht eine Regelmäßigkeit, wie bei den zuerst beschriebenen Knochen, sondern große und kleine Gefäßkanäle verlaufen wirr durcheinander. Die meisten Kanäle haben sich schon mit ganz dünnen konzentrischen Lamellen, oft nur einer einzigen, umgeben. Man sieht aber auch welche, die nichts davon zeigen, also wohl gerade die Resorbierung der Tuberkeln vornahmen, und mit Osteoklasten besetzt waren. Die Tuberkelsäulen wurden in allen Höhenlagen angefressen, oft mit dem Erfolg, daß die Säule durchgeschnitten wurde und sich in einzelne Trümmer auflöste. Solche bizarre Restkörper findet man noch ziemlich tief in der Spongiosa.

Es scheint so, als ob diejenigen Knochen, die absolut weniger an Dicke zunahmen, also der Resorption und dem Umbau viel weniger Material lieferten, viel schärfere Grenzen zwischen den einzelnen Schichten aufweisen.

An manchen Rumpfknochen findet man dicht unter den Tuberkeln eine Schicht mit zahlreichen Kanälchen, namentlich in den Knochen jüngerer Tiere. Es ist nicht leicht zu entscheiden, ob man diese Schicht zur Tuberkelschicht oder zur Spongiosa rechnen soll. Merkwürdigerweise findet man diese Kanälchen in den Knochen des Proximalgliedes des Arthropterygiums meist nicht; sie scheinen nicht unbedingt wesentlich für die Resorption der Tuberkelschicht gewesen zu sein.

Die Knochenkörperchen (Taf. III, Fig. 1—5) dieser Schicht weisen eine konstante Größe auf, einerlei ob es sich um die Knochen junger oder alter Tiere handelt. Durch die G r ö ß e der Knochenkörperchen unterscheidet sich *Asterolepis ornata* deutlich von *Coccosteus livonicus*, der viel kleinere und ganz unregelmäßig gestaltete Knochenkörperchen besitzt. Auffallend ist die einheitliche Gestalt der Knochenzellen dieser Schicht. Längs- und Querschliffe ergeben dieselben Bilder, woraus allein schon zu schließen wäre, daß die Gestalt kuglig ist, also nicht zwei horizontale Achsen unterscheiden läßt. Der Horizontalschliff gibt die Bestätigung. Der Zellkörper ist kuglig, nach oben stark gewölbt; die Basalfläche ist oft ziemlich eben. Von der gesamten Oberfläche strahlen Kanälchen aus. Diejenigen aber, die von der Kante zwischen Basalfläche und Wölbung ausgehen, sind bedeutend länger als die übrigen, so daß ihr Verlauf die deutliche Lamellierung des Knochens hervorruft. Sie breiten sich meist horizontal aus und entsenden senkrecht in alle Richtungen feinste Kanälchen. Auf den Quer- und Längsschliffen sieht man natürlich ganz besonders deutlich die Kanälchen, die senkrecht nach oben und unten abzweigen. Auf diese Weise treten die Kanälchen der verschiedenen Knochenzellen miteinander in Verbindung. Man kann diese Verbindungen auf den Schliffen oft sehr genau verfolgen (Abb. 3).

Bei makroskopischer Betrachtung fallen noch einige weitere Eigentümlichkeiten der Knochen auf. Die Tuberkel, die den Knochen überall da bedecken, wo er von dünnen Gewebslagen überlagert war, zeigen fast immer eine ganz bestimmte Anordnung. Sie sind reihenweise angeordnet. Einmal verlaufen die Reihen p a r a l l e l zu den Rändern des Knochens. Der Kürze halber nenne ich diese Reihen „randparallel". Zweitens lassen sich meist ebenso deutlich Reihen wahrnehmen, die erstere durchkreuzen und alle von einem Zentrum aus s t r a h l e n a r t i g zum Rand verlaufen, zu dem sie dann oft senkrecht gerichtet sind. Das Ausstrahlungszentrum dieser Reihen fällt natürlich mit dem Ossifikationszentrum des Knochens zusammen und liegt bei Knochen mit f r e i e n nicht an andere Knochen angrenzenden Rändern diesen genähert, sonst meist in der Mitte des Knochens. Der Anordnung der Tuberkelstrahlen entspricht die Anordnung der schräg in die Innenseite des Knochens einstrahlenden Blutgefäße. Auch sie strahlen in Reihen von einem Zentrum, das mit dem erstgenannten der Lage nach übereinstimmt, aus. Besonders deutlich ist das auf der Innenseite der ventralen Medianplatte des Rumpfpanzers zu sehen.

Die makroskopischen und mikroskopischen Untersuchungen des Aufbaus der Tuberkelschicht klären uns auch über das Wachstum dieser Schicht auf. Ich besitze von einzelnen Knochen eine große Menge, so z. B. vom Os occipitale medium, die ganz verschieden alten Tieren angehört haben. Die Tuberkel sind sowohl in der Jugend als auch im Alter gut ausgebildet, doch scheinen sie bei alten Tieren zur Abflachung zu neigen. Zählt man die Tuberkel längs dem Außenrande, wo sie gut entwickelt und in deutlichen Reihen angeordnet sind, so kommt man zu dem überraschenden Resultat, daß ihre Zahl auffallend konstant ist, immer zwischen 34—40 mit einem Maximum bei 38—40 schwankt, also unabhängig von der Größe des Knochens ist. Die relativ kleine Schwankung fällt wohl einfach mit den sonstigen individuellen

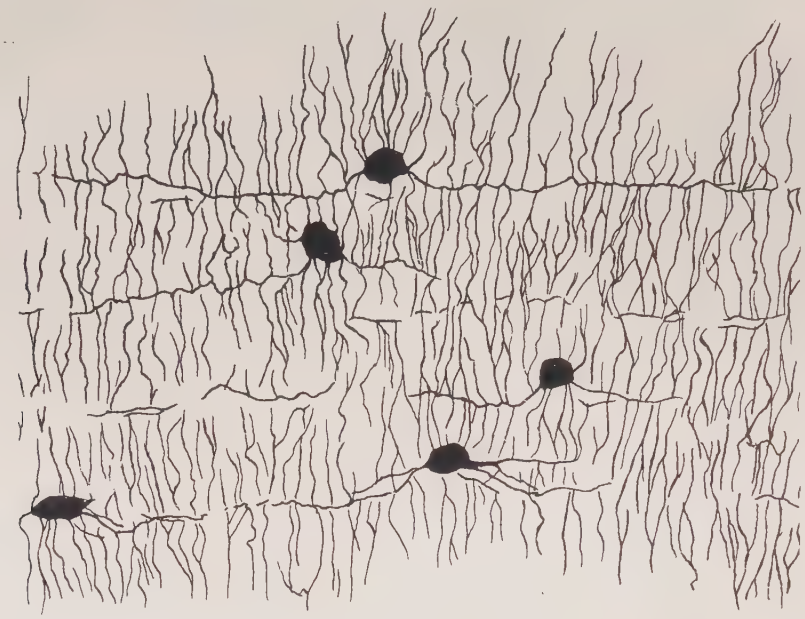

Abb. 3. Zellen der Tuberkelschicht und ihre Anordnung.

Schwankungen zusammen, da man oft gerade bei alten Tieren die Zahl 34 findet. Legt man den kleinsten Knochen auf den größten, so sieht man, daß er viele Male in letzterem Raum hätte; an der Stelle, wo der Knochen des jugendlichen Tieres gesessen hat, ist nun alles Spongiosa geworden. Da die einmal gebildeten kleinen Tuberkeln der jüngeren Tiere wohl resorbiert, nicht aber weiter vergrößert wurden, so mußte die Größenzunahme auf dem Wege stattfinden, daß die Zentren im Periost, die die Tuberkel bildeten, sich andauernd vergrößerten und ein Aneinanderrücken vermieden, indem sich auch die Zellen zwischen ihnen stark vermehrten, also die Zwischenräume an Ausdehnung ebenfalls zunahmen. So blieb der Abstand der Tuberkel im Verhältnis zu ihrer Größe konstant. So erklären sich auch die Bilder, daß zwei ursprünglich getrennte Tuberkel zu einem verschmolzen sind, der doppelt so groß ist. Dort, wo früher Raum für zwei Tuberkel war, ist jetzt eben nur Raum für einen einzigen. Im Prinzip wächst der Tuberkel genau so wie der ganze Knochen.

c) Die Grundlamellenschicht.

(Taf. I, Fig. 4, 5 und Taf. II, Fig. 2.)

Die Grundlamellenschicht bildet die Innenschicht aller Knochen. Sie besteht aus mehreren bis vielen Lamellen, die sich wie die Blätter eines Buches dicht aufeinanderlegen. Beim Os marginale externum des Proximalgliedes und dem Os articulare externum des Distalgliedes des Arthropterygiums beobachtet man, daß sich einzelne Lamellen dieser Schicht von den übrigen abheben und im Innern des Knochens gewölbte Lamellen bilden. Auf Quer- und Längsschliffen fällt die Grundlamellenschicht durch ihre tiefbraune oder gelbe Farbe auf. Die Lamellen sind Knochenblätter, innerhalb deren die Knochenkörperchen wenigstens auf kurze Erstreckung alle gleich gerichtet sind, und zwar immer parallel, niemals schräg zur Basalfläche, so daß sie in der Ebene des Schichtblattes liegen. Ihre Gestalt ist sehr charakteristisch, gestreckt spindelförmig, etwa wie die von Haferkörnern. Die Längsachse ist sofort zu erkennen, kurze Achsen kann man beliebig viele wählen, da die Gebilde meist drehrund sind (Taf. III, Fig. 11—17). Nach allen Richtungen hin strahlen sie feine Kanälchen aus, besonders lange aus den beiden spitzen Enden. Es gibt natürlich genug Abweichungen, sowohl in der Richtung auf pflaumenkernförmige Gestalt oder zu ganz unregelmäßigen Formen, wobei oft zweizipflige Formen besonders auffallen. Innerhalb einer Lamelle ordnen sich die Knochenzellen zu großen Zügen, die bald geradlinig, bald gebogen verlaufen. Auf dickeren Horizontalschliffen sieht man oft mehrere Lagen übereinander, deren Züge sich dann nicht selten kreuzen. Der Kreuzungswinkel beträgt größtenteils 45°, seltener 90°. Nicht selten liegen die Knochenzellen mehrerer Schichten parallel, was man besonders gut bei der Betrachtung von Quer- und Längsschliffen mit dem Polarisationsmikroskop wahrnehmen kann.

Die Grundlamellenschicht wird von recht feinen Blutgefäßkanälen in stark schräger Richtung durchbohrt. Die Einmündungen dieser Kanäle kann man mit bloßem Auge ganz deutlich auf der Innenseite des Knochens wahrnehmen. Trifft man so einen schrägen Kanal auf einem Horizontalschliff, so sieht man, daß er von mehreren Lamellen konzentrisch umgeben ist. Sein Querschnitt ist elliptisch. Merkwürdigerweise haben die Knochenzellen dieser Lamellen die gleiche Gestalt wie die der Grundlamellen. Scharpeysche Fasern beobachtet man im allgemeinen in dieser Schicht nicht, abgesehen natürlich von Gebieten mit Muskelfacetten.

Niemals sieht man in dieser Schicht Resorptionslöcher, -kanäle oder Volkmannsche Kanäle. Bei den Knochen der Arthropterygia ist diese Schicht gerade und scharf gegen die Spongiosa abgegrenzt. Besonders deutlich wird die Grenze oft dadurch, daß sich in der Spongiosa noch zahlreiche Fasern finden, die wiederum ungemein scharf und deutlich an der Grundlamellenschicht absetzen.

Kompliziert wird das Bild z. B. auf Querschliffen durch die hintere Hälfte des Os dorsolaterale posterius. Dort ist eine scharfe Grenze zwischen Grundlamellen und Spongiosa nicht mehr zu ziehen. Zu unterst liegt eine dünne Lage echter Grundlamellen mit ihren typischen Knochenzellen. Dann sieht man aber mehrere Blätter über ihr, die ebenfalls aus mehreren dichten Lamellen mit spindelförmigen Knochenzellen bestehen. Zum Rande des Knochens zu nähern sich diese Blätter und gehen zuletzt in die Grundschicht über. Zwischen ihnen befindet sich Spongiosa. Die Querwände dieser Spongiosaräume haben ebenfalls gestreckte Knochenkörperchen, sie haben sich aber gar nicht allseitig mit eigenen konzentrischen Lamellen umgeben, sondern benutzten oben und unten die Lamellenblätter. Ja selbst die Zwischenwände machen den Eindruck übriggelassener Stücke der Grundlamellenschicht. Hier scheint also die Spongiosa mehr durch Schaffung von Hohlräumen als durch Neuaufbau gebildet worden zu sein. In den höheren Schichten kann man dann allerdings Spongiosa und Grundlamellen leicht und sicher unterscheiden. Zahlreiche Fasern und konzentrische Wandungen der Kanäle lassen die Spongiosa sofort erkennen. Die Schwierigkeit beim Unterscheiden

in zweifelhaften Fällen entsteht teilweise dadurch, daß die Spongiosa nicht über eine ausgesprochen regelmäßige Spezialform der Knochenkörperchen verfügt. Häufig sieht man auch in der Spongiosa lange spindelförmige Knochenkörperchen.

Wie der lamellöse Bau schon zeigt, ging das Wachstum dieser Schicht in der Weise vor sich, daß auf die zuerst gebildeten Lamellen neue aufgelagert wurden, genau wie in der Tuberkelschicht nur in umgekehrter Richtung. Außerdem sind die einzelnen Lamellen völlig glatt und eben. Auch die Grundlamellenschicht mußte in ihren älteren inneren Lagen der Resorption durch die Gefäße anheimfallen, um Raum für die Spongiosa zu schaffen. Abgesehen von den Fällen, wo sich bogenförmige Lamellen in der Spongiosa getrennt von der Grundlamellenschicht befinden, finden wir niemals Bilder, auf denen eine Auflösung und Umwandlung der Grundlamellenschicht zu sehen ist. Entweder wuchs die Spongiosa hauptsächlich auf Kosten der Tuberkelschicht, und die Grundlamellenschicht wuchs ganz langsam, oder aber fand die Resorption dieser Schicht so gleichmäßig in einer Höhe und ohne Überreste statt, daß man ihre Spuren nicht wahrnehmen kann. Ihre Wachstumsart ist völlig klar, nicht aber ihr Verhalten zur Spongiosa.

d) Die Spongiosa.

(Taf. I, Fig. 4—6.)

Bei der Beschreibung der Spongiosa gehe ich von besonders typischen Fällen aus, wie sie die verschiedenen Rumpfknochen bieten. Auf Quer- und Längsschliffen erhalten wir in dieser Schicht quer- oder längsgetroffene Hohlräume von bald runder, bald gestreckter Gestalt, die konzentrisch von einer oder vielen Knochenlamellen umgeben sind. Die Knochenzellen sind in diesen Lamellen so angeordnet, daß ihre kürzeste Achse radial zum quergetroffenen Hohlraum steht.

Die Form der Knochenzellen dieser Schicht ist eine recht unregelmäßige. Zur Grundlamellenschicht zu sieht man oft lange spindelförmige, zur Tuberkelschicht wieder runde, gedrungene Zellen. Es scheint aber eine pflaumenkernförmige Gestalt mit drei verschieden langen Achsen vorzuherrschen. (Taf. III, Fig. 8—10.)

Die Hohlräume können sehr verschiedener Art sein. Öfters sind es ganz regelmäßig angeordnete, ungefähr parallel verlaufende Röhren, die einen Aufbau dieser Schicht aus deutlich unterscheidbaren großen Lamellen hervorrufen, indem sie oben mit der nächsten Lage von Röhren eine feste Platte bilden. Der Querschnitt wird rechtwinklig, als ob die Gefäße vor Abscheidung der Knochenlamellen unter innerem Druck gestanden und so diese Form erhalten hätten. Dieses Bauen von Lamellen durch bestimmte Anordnung und Form der Tubuli fand besonders an den verdickten Stellen des Os ventrolaterale posterius, des Os medium dorsi posterius, teilweise auch am Os ventrolaterale anterius, sowie einiger Schädelknochen statt. Bricht man so eine Lamelle weg, so schaut man auf die nächste, die mit feinen geraden Leisten bedeckt ist, den Überresten der gespaltenen Tubuli. Diese Art des Baues stellt einen Spezialfall dar.

Sonst herrscht größere Unregelmäßigkeit. Es liegen dann meist in der Mitte die Tubuli mit größtem Querschnitt; unter und über ihnen die mit kleinerem Querschnitt. Aber oft genug schalten sich große und kleine durcheinander. Die Hohlräume sind oft lauter Kammern von kugliger oder eckiger Gestalt, die durch feine Durchbrüche oder größere Öffnungen miteinander kommunizieren. Im Gebiet der Tuberkelschicht oder des Faserknochens der Syndesmosenränder sieht man häufig unregelmäßige Hohlräume ohne Wandbelag, also typische im Wachsen begriffene Resorptionsräume. Oft laufen die Kanäle dieser Schicht nach oben zu in ein System von Volkmannschen (?) Kanälen aus. Besonders gut ist dieses

manchmal in den Rumpfknochen junger Tiere zu sehen. Dort befindet sich eine richtige Zwischenschicht, die aus einer von zahlreichen feinen Kanälen durchbohrten Knochensubstanz besteht. Die Kanälchen dringen ziemlich hoch in die Tuberkel ein. Macht man an solch einem Knochen einen tief geführten Horizontalschliff durch die Tuberkelschicht, so sieht man in der Mitte eines jeden Tuberkels ein Büschel dieser feinen

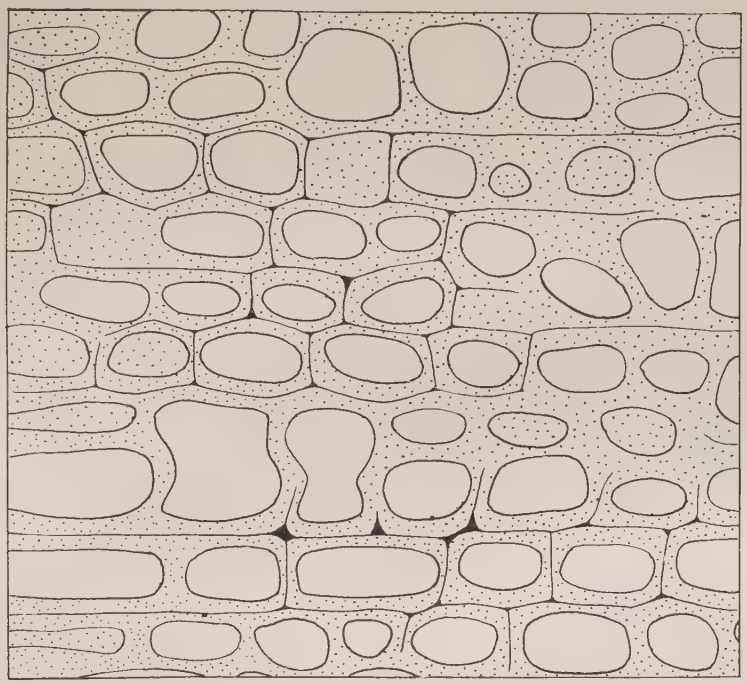

Abb. 4. Horizontalschliff durch die untersten Spongiosaschichten des Os dorsolat. post.

Kanäle ohne Knochenwände. Die Aufgabe dieser Kanälchen war wohl ebenfalls Resorbierung der Tuberkelschicht. Sie stehen in direktem Zusammenhang mit den großen Kanälen, in die man sie einmünden oder allmählich übergehen sieht. Plötzlich tritt an einer Erweiterung des Querschnitts die typische gelbe Lamellierung auf. Der Kanal hat seine Abbautätigkeit beendet und beginnt mit dem Aufbau.

Sehr schön kann man an einer typischen Spongiosa sehen, wie die einzelnen Lamellensysteme der Kanäle scharf geschieden bleiben. Die einmal gebildeten konzentrischen Lamellensysteme waren ebenfalls nicht völlig gesicherte Bestandteile des Knochens. Auch sie wurden wieder aufgelöst und an ihrer Stelle bildete sich ein neues Lamellensystem.

Die Spongiosa, die in den Knochen jüngerer Tiere einen viel kleineren Raum einnahm als in denen älterer Tiere, konnte nicht so einfach wachsen wie die beiden Außenschichten; sie mußte sich erst durch Resorption Raum schaffen. Die Spongiosa wuchs auf Kosten dieser beiden Schichten, die ja ihre Verluste durch Auflagern von neuen Lamellen auf die alten wettmachen konnten. Hauptsächlich scheint die Tuberkelschicht angegriffen worden zu sein.

Eine große Abbau- und Umbautätigkeit hatte die Spongiosa außerdem im Gebiet des Randwachstumes der Knochen zu leisten. Hier besteht anschließend an die Syndesmose reiner Faserknochen ohne jede Knochen-

zellen. Diese Schicht muß nun allmählich in echten Schalenknochen umgewandelt werden. Oft sieht man noch ziemlich tief im Innern des Knochens Überreste des Faserknochens, so besonders im Os marginale externum des Proximalgliedes. Im Abschnitt über den Faserknochen komme ich näher darauf zu sprechen.

e) Der Siebknochen der Gelenke.

(Taf. II, Fig. 3, 4 u. Abb. 5, 6, 7.)

Eine vierte Strukturart des Knochengewebes findet sich bei *A. ornata* an allen Gelenken, und zwar an den Stellen, wo die Gelenkflächen aufeinander schleifen. Bei makroskopischer Betrachtung dieser Stellen

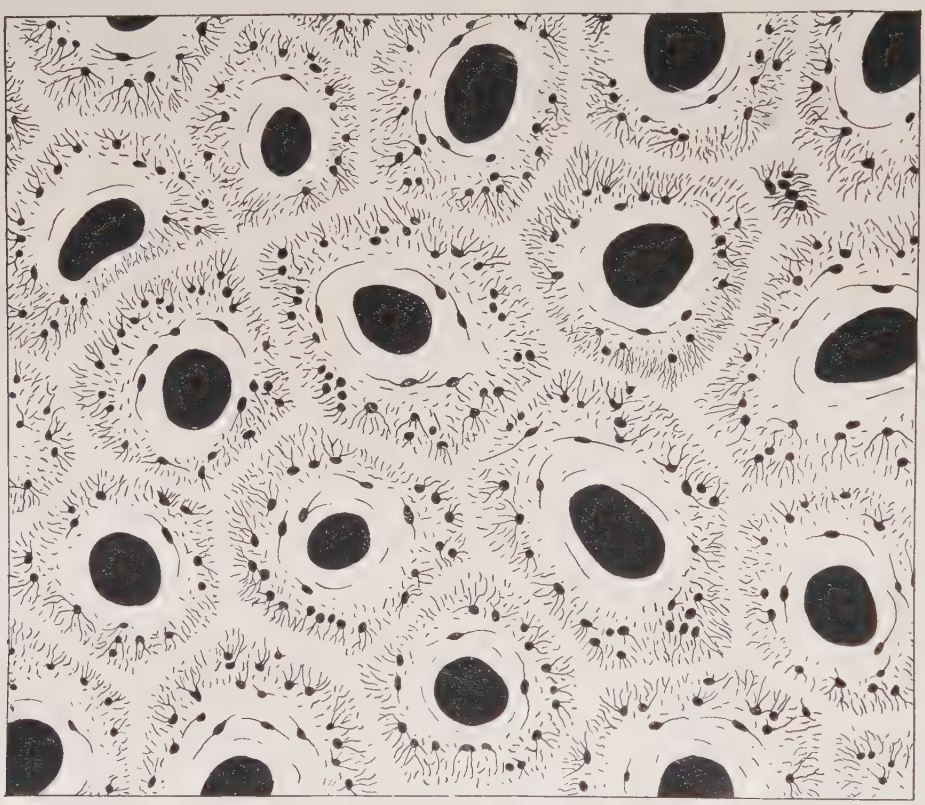

Abb. 5. Tangentialschliff durch den Siebknochen der Kalotte des Os artic. inferius (Prox. Glied).

sieht man am Rande dieser Flächen viele erhabene, schmale Leistchen, die entweder parallel verlaufen oder verschlungene Muster bilden. Die Leisten sind durch einfache Querleisten miteinander verbunden. Zwischen den Leisten münden zahlreiche Kanäle. Mehr zur Mitte der Gelenkflächen zu, also an den Stellen allerstärkster Berührung sind die Leisten völlig abgeschliffen und es ergibt sich ein ganz anderes Bild. Die Fläche ist ziemlich glatt und ganz regelmäßig und dicht von einer großen Menge Öffnungen durchbohrt. Ich nenne

diesen Knochen daher Siebknochen. Die Leisten haben eine glänzende Oberfläche, aber auch die abgeschliffenen Partien glänzen ebenso wie die Tuberkel.

Untersucht man nun diesen Knochen auf Quer-, Längs- und Horizontalschliffen, so erhält man ziemlich verschiedene Bilder, je nach dem Erhaltungszustand des Knochens und der Körpergegend, von der er stammt. Bei weitem die schönsten Bilder erhält man von den Gelenkkalotten des Os articulare superius und -inferius des Proximalgliedes. Es fällt auf, daß man nichts von Fasern sieht, wohl dagegen eine Unmenge von Knochenkörperchen. Der ganze Siebknochen ist hell und durchsichtig. Er wird von zahlreichen ungefähr parallel zueinander und senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Kanälen durchzogen. Die Kanäle münden nach außen, sie scheinen an den Mündungen am weitesten zu sein und treten tiefer im Knochen durch zahlreiche Anastomosen in Verbindung. Sie bilden im Knochen ein richtiges Netzwerk, das ganz allmählich in die Spongiosa übergeht.

Sehr auffallend sind die eigenartigen Knochenzellen (Abb. 6 u. 7). Auf guten Längsschliffen oder besser gesagt auf Schliffen, die parallel zu den Kanalachsen verlaufen, sieht man die Knochenkörperchen ganz regelmäßig angeordnet. Sie begleiten in Zügen die Kanäle und entsenden schräg nach außen, also radial von der Kanalachse ein dichtes Büschel von Kanälchen. Von der anderen Seite kommen ihnen die Büschel der Knochenzellen des nächsten Kanalsystems entgegen. Die Kanälchen sind durch einen relativ breiten Streifen voneinander getrennt. Das höchst Eigenartige dabei ist jedenfalls die Tatsache, daß die Knochenzellen ihre Kanälchen ganz ausgesprochen nur in einer Richtung entsenden.

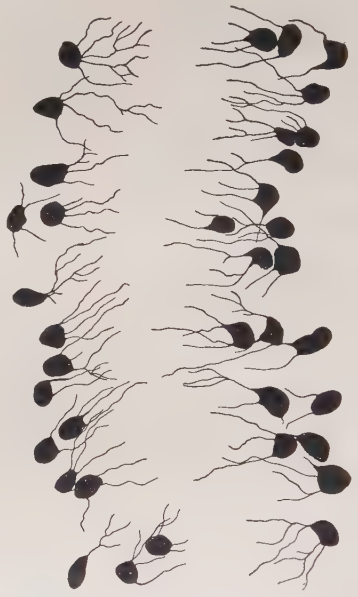

Abb. 6. Stark vergrößerte Partie aus demselben Schliff, um die Gestalt und Anordnung der Knochenzellen an der Grenze zweier Kanalsysteme zu zeigen.

Viel deutlicher tritt das auf Horizontalschliffen hervor, die ein prächtiges Bild ergeben (Abb. 5). Wir sehen den Knochen von zahlreichen runden Öffnungen, den Querschnitten der Kanäle, durchbohrt. Diese Kanäle haben sich mit einigen konzentrischen Lamellen umgeben, in denen die Knochenkörperchen ganz regelmäßig so angeordnet sind, daß ihre kürzeste Achse radial zur Kanalachse steht. Die langen Kanälchen der Zellen umfassen bogenförmig die Kanäle, in die sie oft feinste senkrechte Kanälchen einmünden lassen. Dadurch kommt die deutliche konzentrische Lamellierung zustande. Weiter vom Kanal entfernt beginnen die Knochenzellen schon die radial nach außen gerichteten Kanälchen zu verlängern, die inneren dagegen verschwinden. Zuletzt ist der Kanal nach außen von einem dichten Kranz von Knochenzellen umgeben, die einen kugeligen Körper haben und radial nach außen vom Kanal ein dichtes Büschel von Kanälchen entsenden. So hat jeder Kanal sein System von Knochenzellen. Zwischen den einzelnen Systemen verlaufen breite weiße Streifen, durch die die Kanälchen nicht zu reichen scheinen. Diese Streifen erinnern an die Kittlinien in dem Schalenknochen höherer Wirbeltiere. Die Systeme sind im Horizontalschliff, also quer zu ihren Achsen, ausgesprochen polygonal begrenzt, wodurch die Schönheit des Bildes hervorgerufen wird; Zwickel befinden sich nicht zwischen ihnen, da sie nicht rund sind. Das ganze System kann man nicht gut als Osteon im Sinne Weidenreich's bezeichnen, da ja nur die innersten Knochenzellen konzentrische Lamellen gebildet haben.

Lange nicht von allen Schliffen erhält man so deutliche Bilder, da gerade in diesem Knochengewebe die Hohlräume der Knochenzellen oft nicht mit Eisenoxyd ausgefüllt sind. Von Schliffen durch den Sieb-

knochen des Gelenkhelmes des Os ventrolat. ant. oder durch den des Os marginale externum und anderer Gelenkknochen des Arthropterygiums erhält man wesentlich andere Bilder. Bei makroskopischer Betrachtung sieht dieser Siebknochen dem eben beschriebenen völlig gleich. Auch ist er genau in der gleichen Weise von Kanälen, die auf seiner Außenfläche münden, durchzogen. Nicht selten sieht man im Innern

Abb. 7. Längsschliff durch den Siebknochen der Kalotte desselben Knochens.

des Knochens mehrere senkrechte Kanäle in einen großen horizontal verlaufenden einmünden, so daß hier Spongiosa und Siebknochen deutlich voneinander geschieden sind. Völlig abweichend verhält sich der Knochen darin, daß man kaum etwas von Knochenzellen sieht, obgleich sie im übrigen Teile des Schliffes ungemein deutlich wahrzunehmen sind. Die Knochensubstanz zwischen den senkrechten Siebkanälen ist oft von bogig nach außen angeordneten feinsten Streifen erfüllt, die so dicht liegen, daß sie eine wolkige

Verdunkelung des Knochens hervorrufen. Da die Anordnung dieser Gebilde denen der Kanälchenbüschel sehr ähnelt, so sieht es aus, als ob hier diese Struktur durch Degeneration der Knochenzellen hervorgerufen sei. An manchen Horizontalschliffen kann man deutlich alle Arten von Übergängen der Knochenzellen mit ihren Kanälchen in dicke gelbliche Massen beobachten. Erst verschwinden die Kanälchen, dann scheint sich der Körper zu vergrößern und die Konturen zu verlieren, zuletzt sieht man nur eine dunkelgelbe flockige Masse. Eigentlich müßte nun die fragliche Degenerationserscheinung im ältesten Teil des Siebknochens beginnen, so daß man nach außen zu noch normale Knochenzellen zu sehen bekäme. Auf Schliffen durch den Siebknochen des Helmes sieht man auch von diesen flockigen Massen nichts, sondern er sieht völlig klar und hell aus, ohne alle Knochenzellen. Eventuell sind diese Veränderungen der Knochenzellen erst nach dem Tode des Tieres vor sich gegangen, vielleicht durch Bakterien hervorgerufen.

Es fragt sich, ob man dieses Knochengewebe noch als Schalenknochen bezeichnen kann. Der völlige Mangel an groben Fasern und die regelmäßige, wenn auch von der Norm abweichende Anordnung der Knochenzellen sprechen dafür. Um Faserknochen handelt es sich natürlich nicht.

f) Der Faserknochen und das Randwachstum der Knochenplatten.

(Taf. II, Fig. 5 u. 6.)

Betrachtet man einen Querschliff, der so geführt ist, daß die Ränder des Knochens mitgetroffen sind, so fällt einem auf, daß der Reichtum an Scharpeyschen Fasern zum Rande zu äußerst stark zunimmt. Zugleich sieht man deutlich winklig geknickte, abwechselnd helle und dunkle Lamellen, die die Form des Randes genau wiederholen. Diese Lamellen gehen nach unten zu in die Grundlamellenschicht über, nach oben zu verschwinden sie bald in der Tuberkelschicht. Der ganze Knochen ist hier von Scharpeyschen Fasern erfüllt. Sie sind alle senkrecht zur Randfläche, d. h. zur Nahtspalte gerichtet.

Auf manchen Schliffen kann man in diesem Gebiet keine Knochenzellen bemerken. Erst tiefer im Knochen tauchen sie auf. Ihre Gestalt ist meist ganz unregelmäßig. In anderen Knochen scheinen sie von vornherein in diesem Randgebiet vorhanden zu sein.

Nicht weit vom Rande tauchen die ersten ganz engen Kanäle auf, die nach innen zu ein dichtes Flechtwerk bilden. Oder es finden sich von vornherein größere Kanäle, die sich mit konzentrischen Lamellen umgeben haben. So wird der gesamte Faserknochen allmählich in Spongiosa, d. h. Schalenknochen umgewandelt; genau so wie es WEIDENREICH im zweiten Teil seiner Knochenstudien (1923) beschreibt.

Die Ränder der Knochen haben mit ihren Syndesmosen jedenfalls die Bestimmung, das Randwachstum der Knochen und damit das des ganzen Panzers zu ermöglichen. Lagenweise verknöchert die Bindegewebsmasse des Syndesmosenbandes, um später in Schalenknochen umgewandelt zu werden. Hier wird andauernd neuer Faserknochen gebildet, und zwar periodisch, wie die abwechselnd schmalen hellen und breiten dunklen Streifen beweisen.

Schliffe, die parallel zum Außenrande und ganz dicht neben ihm geführt worden sind, zeigen uns oft ganz wunderbar die Querschnitte der Scharpeyschen Faserbündel, die meist eine polygonale Felderung der Fläche hervorrufen.

An allen Stellen, wo wir Höcker und Wülste an der Innenseite des Knochens beobachten, wie z. B. an der Innenseite der Ossa orbiculata des Proximalgliedes, bestehen diese Gebilde aus typischem Faserknochen und zeigen damit, daß hier Sehnen inseriert haben.

Der Erwähnung bedarf noch das große Muskelfeld auf der Innenseite des Vorderendes des Os medium dorsi. Ein Querschliff läßt erkennen, daß hier die Grundlamellenschicht dicht durchsetzt ist mit ganz groben Faserbündeln, die ziemlich schräg in den Knochen einstrahlen, so daß man sie auf einem Schliff natürlich nicht weit verfolgen kann. Besonders dicht sind sie dort, wo eine der längsverlaufenden rauhen Erhebungen der Muskelfacette quer getroffen ist. Auf einem Horizontalschliff kann man die Scharpeyschen Fasern ihres schrägen Verlaufes wegen nicht weit verfolgen.

5. Osteologie.

A. Die Synarthrosen.

Die Synarthrosen der Knochen von *A. ornata* sind fast durchweg Syndesmosen (= Bandhafte). Unter Synarthrosen versteht man bekanntlich die Fugen zwischen den Knochen, die durch Gewebe geschlossen werden und so deren Wachstum und Zusammenhalten ermöglichen. Syndesmosen wiederum sind Synarthrosen, deren verbindendes Gewebe ein sehr festes dünnes Bindegewebe, das sog. Band, ist.

Nur die Knochen der Orbita und vielleicht die Ossa mentalia müssen eine andere Verbindungsart (Synchondrose, Ligament) gehabt haben.

An einigen Stellen des Panzers lassen sich echte Synostosen, das sind embryonale Knochenverwachsungen, feststellen. So besteht das Os dorsolat. post. (Taf. VIII, Fig. 17) aus zwei Knochen, die meist durch eine feste Synostose verbunden sind. Manchmal muß die Verknöcherung aber nicht eingetreten sein, so daß nach dem Tode des Tieres das Band zerfiel und sich beide Knochen glatt voneinander trennen konnten. Ganz selten kann man wahrnehmen, daß das Os distale des Distalgliedes durch Verschmelzung mehrerer Knochen entstanden ist. Nicht selten dagegen greift die Verknöcherung auf die anderen Nähte des Distalgliedes über, so daß das ganze Gebilde aus einem Knochen zu bestehen scheint.

Die Syndesmosen, die alle übrigen kontinuierlichen Knochenverbindungen bilden, sind stets Nähte (Suturae). Diese Nähte weisen zwei Arten der Ausbildung auf, für deren Kennzeichnung die in der vergleichenden Anatomie üblichen Bezeichnungen wie Sutura squamata und Harmonie wenig geeignet sind.

Die Nähte des Schädels und der Arthropterygia haben recht verschieden gerichtete Nahtspalten; oft sind sie senkrecht (Harmonie), oft schräg (Sutura squamata), oft im Querschnitt einfach oder mehrfach geknickt. Die Nahtflächen sind selten glatt, meist sind sie rauh und von zahlreichen Zacken und Grübchen bedeckt. Diese Verbindung ist oft so fest gewesen, daß die Knochen auch nach dem Tode des Tieres zusammenhielten.

Ganz anders sind die Nähte der Rumpfknochen (Abb. 8). Die Knochen haben am Rande breite flache Säume, gegen die sich der übrige Knochen stufenartig absetzt. Diese Saumflächen sind mit feinen Leistchen bedeckt, so daß sie gerieft aussehen. Meist sind die Leistchen senkrecht zum Rande gerichtet. Es lassen sich zwei Arten von Saumflächen unterscheiden, je nachdem der Knochen den benachbarten überlagerte oder selbst überlagert wurde. Die überlagerten Säume nenne ich Sohlsäume, die überlagernden Decksäume (Abb. 8, 1). Der Sohlsaum ist meist sehr dünn, oft dünner als die Grundlamellenschicht. Die Stufe zwischen Saum und dem übrigen Knochen ist öfters eine senkrechte Fläche, meist aber ist die Fläche schräg gestellt, so daß sie eine Fuge bildet (Abb. 8, 2—8). Am Vorder- und Hinterende der Seitenwand des Rumpfes wird der Bau der Fuge komplizierter, wie die Querschnittsbilder zeigen. Die Stufe selbst weist keine Riefung

auf. Wie die Abbildungen zeigen, gehen die verschiedenen Ausbildungsarten ineinander über. Nur die Ossa semilunaria und das Hinterende des Rumpfpanzers weisen senkrechte Nahtspalten auf (Abb. 8, 11). Auch die verknöcherte Naht des Os dorsolat. post. war einfach, also eine Harmonie (Taf. VIII, Fig. 17 u. Abb. 8, 16—20). Das Charakteristische dieses Nahttypus sind die breiten Sohlsäume, die Riefung der Saum-

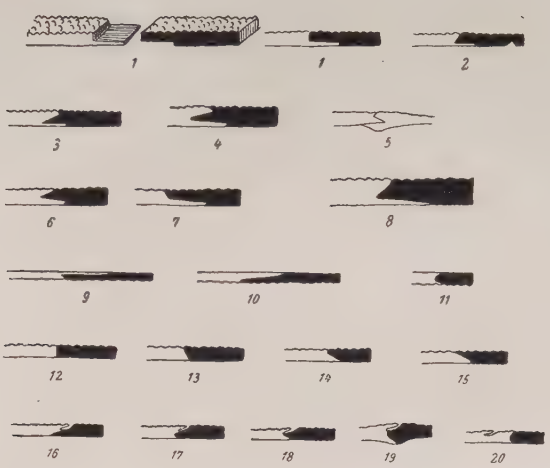

Abb. 8. Die verschiedenen Nahtverbindungen der Knochen im Querschnitt (schematisch). 1. Stufennaht-Schema. 2. Os med. dorsi — Os dorsolat. post. 3. Os med. dorsi — Os med. dorsi post. 4. Os artic. dorsi — Os ventrolat. ant. 5. *Asterolepis rhenana* Beyr. (nach Hoffmann). 6. Os artic. dorsi — Os med. dorsi. 7. Os artic. dorsi — Os med. dorsi (6 und 7 zeigen deutlich die Variabilität der Nahtspalte an ein und derselben Stelle). 8. Os ventrolat. ant. — Os ventrolat. post. 9. Os med. ventr. — Os ventrolat. ant. 10. Os med. ventr. — Os med. ventrolat. ant. 11. Os ventrolat. ant. — Os semilunare. 12. Harmonie. Os med. dorsi post. — Os dorsolat. post. 13, 14 und 15. Verschiedene Nahtspalten von Schädelknochen und Knochen der Arthropterygia. 16—20. Querschnitt durch den Seitenkanal und die Synostose zwischen den zwei Knochen des Os dorsolat. post., von vorne nach hinten fortschreitend.

fläche und die Stufe. Ich nenne diesen Typus Stufennaht = Sutura gradata. Die Tatsache, daß Übergänge zur Sutura squamata und Harmonie vorkommen, darf uns nicht an der Heraushebung dieses Typus hindern. Es hängt ja mit dem Begriff Typus zusammen, daß seine Definition stets auf ausgesprochenen, charakteristischen Ausbildungsformen fußen muß.

B. Die Reste des Seitenliniensystems auf dem Knochenpanzer.

Das Seitenliniensystem ist bei *A. ornata* ebenso wie bei den übrigen Antiarchi in der Form tief in den Knochen eingesenkter Rinnen erhalten. Es läßt sich in einen Rumpfabschnitt und Kopfabschnitt einteilen. Der Verlauf der Linien ist der gleiche wie bei *A. maxima* Ag. und *Pterichthys* und geht aus den Abbildungen klar hervor (Abb. 11 u. 12). Am Rumpf ist die Rinne nach unten hin offen am Kopf nach vorne und zu den Seiten. Der occipitale Kopfast und die Seitenäste des Kopfes treten in der Mittellinie nicht, wie es meist dargestellt wird, zusammen, sondern sie streichen dicht vor der Mittellinie aus, so daß ein schmaler Zwischenraum übrig bleibt.

Auf dem Arthropterygium von *Asterolepis ornata* befindet sich eine breite glatte Furche, die nicht überdacht ist (Taf. VI, Fig. 2 u. Fig. 4). Sie gleicht den winkligen glatten Furchen auf dem Kopf und Rücken der Bothriolepiden. Ob es sich auch um ein linienförmig angeordnetes Sinnesorgan handelt, ist

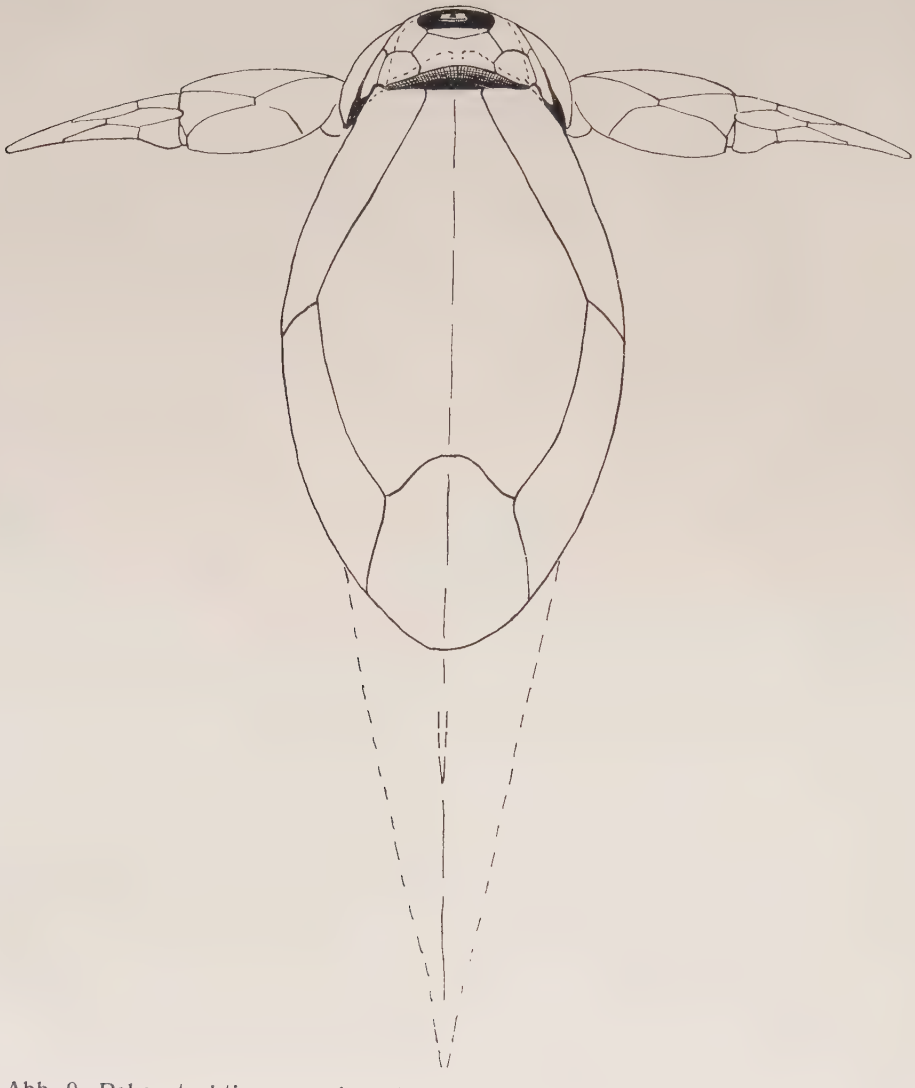

Abb. 9. Rekonstruktion von *Asterolepis ornata* mit gespreizten Arthropterygia. Dorsalansicht.

nicht sicher, während bei den beschriebenen Rinnen darüber kein Zweifel vorhanden sein kann. In der Literatur werden diese glatten Furchen meist so beschrieben, als ob es Gebilde gleicher Art wie das Seitenliniensystem seien. Die Furche auf dem Arthropterygium ist vielleicht die Spur eines Blutgefäßes, das die Epidermis mit Blut versorgte.

C. Beobachtungen über die einzelnen Panzerabschnitte als Ganzes.

Der Panzer der Antiarchi besteht bekanntlich aus drei miteinander gelenkig verbundenen Abschnitten, dem Kopfpanzer, dem Rumpfpanzer und dem Panzer der Arthropterygia.

An den Seiten des Kopfpanzers (Taf. XII, Fig. 7) befinden sich zwei große Platten, die Ossa extralateralia, die mit ihm gelenkig verbunden sind. Man findet sie daher nie im Zusammenhang mit dem übrigen Schädel. Mit Ausnahme des Os pineale sind alle übrigen Knochen des Schädels durch Syndesmosen verbunden. Die Dicke der einzelnen Knochen ist sehr verschieden, besonders dick sind das Os med. anticum und das Os occipitale med. Sehr dünn und zerbrechlich sind die Ossa extralateralia. Es stoßen stets nicht mehr als drei Knochenränder in einem Punkt zusammen, so daß eine ganz charakteristische Nahtfigur entsteht. Die Innenseite des Schädeldaches ist bisher nicht beschrieben worden. Die Innenseite läßt sich in vier Regionen gliedern. Eine mittlere hintere Region nimmt fast die ganze hintere Hälfte des Schädels ein und wird von der Innenseite des Os occip. med., des Os med. posticum, dem größten Teil des Os artic. capitis und einem Teil des Os laterale gebildet. In diesei Region sieht man die Kanäle der vermutlichen Ductus endolymphatici (Taf. IV, Fig. 6) und die zwei Gruben des Os med. post. Der vordere mittlere Abschnitt wird von der Innenseite des Os med. ant. und dem vorderen Teil des Os laterale gebildet. Er umfaßt die Orbita von vorne und von den Seiten. Von der hinteren mittleren Region ist durch eine höhere Knochenleiste ein ganz kleiner Abschnitt unter den hinteren Schädelecken getrennt. Er wird von der Innenseite des Os sufflaminale, einem schmalen Streifen des Os art. capitis und der noch später zu beschreibenden trichterförmigen Höhle des Os laterale gebildet. Als besondere Region läßt sich dann noch die Innenseite der Ossa extralateralia betrachten, die ja scharf von den übrigen Knochen durch die Gelenkspalte geschieden ist. Ein Abguß der Innenseite des Schädels würde wohl ein Bild des Knorpelschädels, soweit er das Gehirn bedeckte, ergeben.

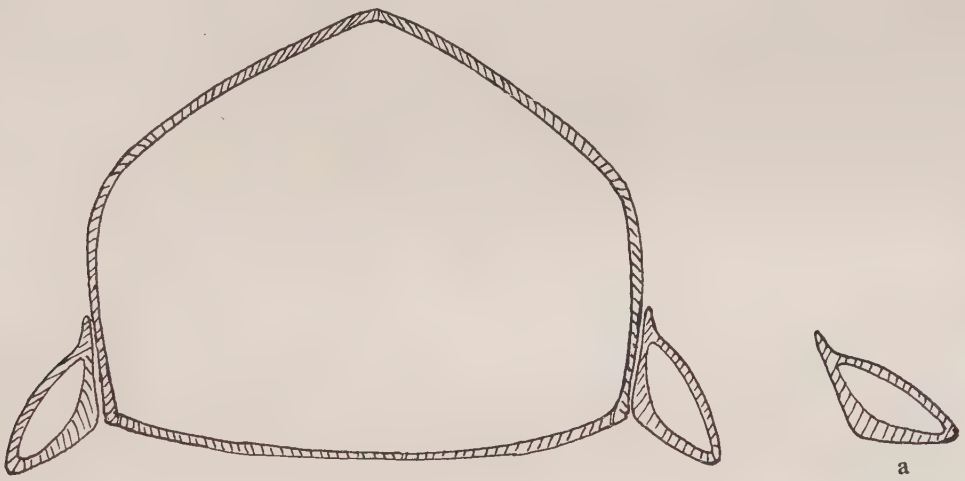

Abb. 10. Querschnitt durch die Mitte des Rumpfpanzers und die Proximalglieder der anliegenden Arthropterygia. a Querschnitt durch das Proximalglied in der Spreizstellung. Lageveränderung seiner Außenflächen!

Die Rekonstruktion Pander's stellt den Rumpfpanzer von *A. ornata* zu niedrig dar. Wie erwähnt, ist die Pander'sche Rekonstruktion eine Mischrekonstruktion der Genera *Asterolepis* und *Pterichthys*. Das Querschnittsbild (Abb. 10) durch den Rumpf gibt die wirklichen Verhältnisse bei *Asterolepis* wieder.

Dicht unter der Seitenlinie ist eine schwache Kante wahrnehmbar; über ihr verläuft eine viel ausgesprochenere Kante, deren Winkel meistens 135° beträgt. Der Winkel der medianen Rückenkante beträgt am Vorderende des Os med. dorsi 120—140°, am Hinterende des Os med. dorsi post. 90—100°.

Am dicksten sind die ventralen Knochen an beiden Enden des Panzers, und zwar hinten dort, wo die Seitenwand in die Bauchwand übergeht, vorne am Abschnitt des Os ventrolat. ant., der dem Kopf zur Unterlage dient und das Gelenk für das Arthropterygium trägt. Mächtig dick ist auch der Hinterrand des des Os med. dorsi post. Am dünnsten ist die mittlere Partie der Ventralfläche, speziell das Os med. ventris. Auch die Seitenwände und die Rückenwand sind verhältnismäßig dünn. Im Profil gesehen zeigt der Rumpfpanzer einen eingebogenen Hinterrand und einen geraden Vorderrand (Abb. 11). Diese Ränder

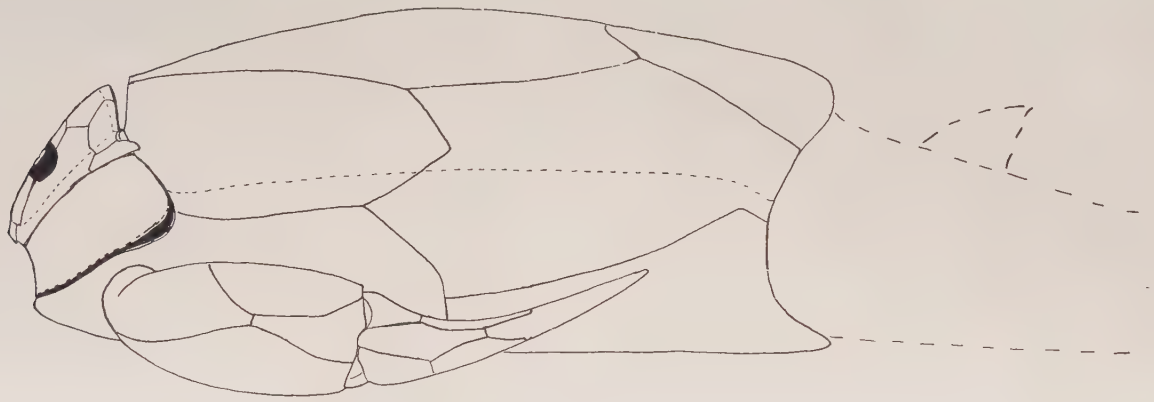

Abb. 11. Rekonstruktion von *A. ornata*, von der Seite betrachtet, mit gesenktem Schädel, offener Nackenspalte und anliegenden Arthropterygia.

sind durch wulstartige Verdickungen des Knochens und besonders komplizierte Nähte versteift und gefestigt. Auch am Rumpfpanzer stoßen stets drei Knochenränder in einem Punkt zusammen, nur die Ossa semilunaria bilden eine Ausnahme. Hier stoßen vier Nähte in einem Punkt zusammen.

Der Querschnitt des Proximalgliedes (Taf. V, Fig. 1, 2, 3 u. Taf. VI, Fig. 1, 2) ist dicht hinter dem proximalen Ende fast viereckig, weiter distalwärts ausgesprochen dreieckig (Abb. 10,). Am Hinterende allerdings nähert sich der Querschnitt einem Oval, da sich hier die Ventralkante stark abrundet, während sie vorne noch fast rechtwinklig ist. Die Außenkante ist abgerundet, die Innenkante sehr scharf. Man kann drei Flächen zwischen diesen drei Kanten unterscheiden. Die schwach gewölbte Dorsalfläche ist die größte, die Ventralfläche die schmälste. Die Knochen der Dorsalseite sind beträchtlich dünner als die der Ventral- und Innenseite.

Am Distalglied (Taf. VI, Fig. 3, 4 u. Taf. VII, Fig. 1, 2), das durchweg einen ovalen Querschnitt hat, ist die Innenkante ebenfalls viel schärfer als die Außenkante. Wie beim Proximalglied ist die Tuberkulierung der Ventralfläche deutlicher ausgeprägt als die der Dorsalfläche.

Über die Ventralseite des Arthropterygiums verläuft eine glatte Furche von geschwungenem Verlauf (Taf. V u. VI) und streicht auf dem Os distale aus. Ihr Verlauf zeigt gewisse individuelle Schwankungen. Mit großer Regelmäßigkeit stoßen am Arthropterygium stets drei Knochenränder in einem Punkt zusammen.

D. Spezielle Osteologie.

a) Beobachtungen an den Knochen des Kopfpanzers.

Der Kopfpanzer (Taf. XII, Fig. 7) besteht aus vier unpaarigen und vier paarigen Knochen. Unpaarig sind die in der Mittellinie gelegenen Knochen, das Os occipitale medium, Os medium posticum, Os pineale und Os medium anticum; die übrigen Knochen sind paarig.

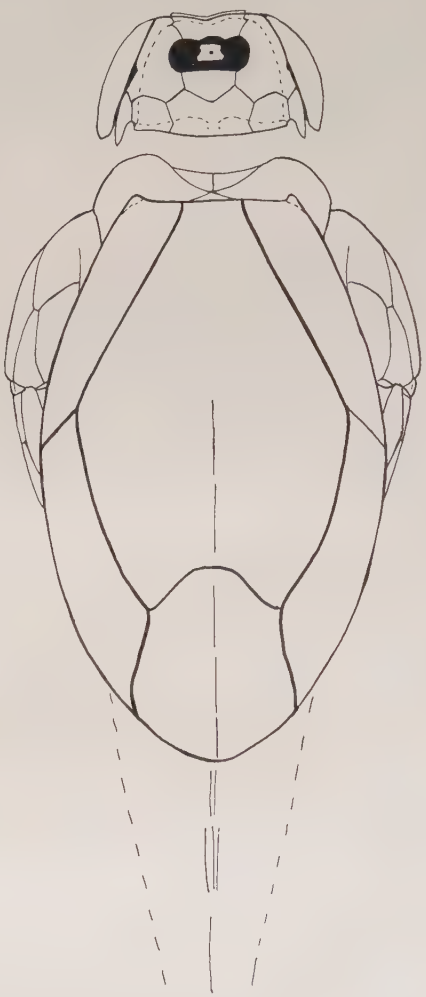

Abb. 12. Rekonstruktion von *A. ornata* mit angelegten Arthropterygia. Der Kopf abgelöst, horizontal liegend.

Os occipitale medium (Pander).

(Taf. IV, Fig. 6, 7, 12 u. Taf. XI, Fig. 1.)

Medio occipitale (Traquair), Occipitale superius (Jaekel). Da mit dem Namen Occipitale superius ein bei den jüngeren Teleostomen vorhandener Knorpelknochen der Occipitalregion des Primordialschädels bezeichnet wird, ist die Jaekel'sche Bezeichnung nicht statthaft.

Dieser oft gefundene Knochen hat bald einen schwach konkaven, bald deutlich konvexen Hinterrand, so daß er in letzterem Falle völlig dem entsprechenden Knochen von *A. maxima* Ag. gleicht. Der Knochen wird von zwei Kanälen durchbohrt, die auf der Außenseite schräg mit runden recht engen Öffnungen münden. Manchmal liegen beide Mündungen in einer kurzen glatten und recht tiefen Rinne. Ihre Lage und ihr Abstand voneinander schwankt recht stark. Auf dem Knochen ganz alter Tiere ist oft die rechte oder linke Öffnung völlig verschwunden und von Knochengewebe verschlossen. Die großen nierenförmigen Öffnungen auf der Innenseite blieben stets offen.

Os medium posticum (Pander).

(Taf. IV, Fig. 1.)

Postmediane Platte (Traquair), Parietale (Jaekel). Eine Homologie mit dem Parietale der Fische ist keineswegs erwiesen, die Bezeichnung Parietale daher unstatthaft.

Der Knochen hat die Gestalt der Hälfte eines Achtecks. Sein Vorderrand ist frei, auf der Innenseite hat er zwei grubige Vertiefungen, die von einem erhabenen Wulst getrennt werden.

Diese zwei Gruben sind viel tiefer und ausgeprägter als bei der Gattung *Bothriolepis*. Der dicke und sehr feste Knochen findet sich häufig.

Os pineale (Traquair).

(Taf. IV, Fig. 13.)

Os dubium (Pander), Frontale (Jaekel). Von der Bezeichnung Frontale gilt dasselbe wie vom Parietale. Der nicht vergriffene Name Os pineale ist am geeignetsten, da er die vermutliche Beziehung zum Pinealorgan angibt.

Das Os pineale habe ich bisher noch nicht gefunden. In der Sammlung des Berginstitutes in Leningrad

liegen die von PANDER gesammelten Stücke. Herr D. OBRUTSCHEW beschreibt die Stücke in einer Arbeit (1927) folgendermaßen: „Bei *Asterolepis (ornata)* ist von PANDER eine Pinealöffnung beschrieben worden, die in ein Grübchen der Oberfläche mündet. Die Originale PANDER's, die im Berginstitut liegen, habe ich durchgesehen und kann diese Angabe bestätigen. Übrigens ist das Grübchen auf der Oberfläche nur bei einem Exemplar vorhanden und es ist nicht glatt, wie es PANDER beschreibt, sondern von Tuberkeln bedeckt. Auch bei *Bothriolepis Panderi* ist ein Pinealforamen vorhanden." Aus diesem Grunde gebe ich PANDER's Zeichnung etwas verändert wieder. Interessant ist die Tatsache, daß innerhalb der Antiarchi, ja selbst innerhalb der Gattung *Bothriolepis* das Foramen bald vorhanden ist, bald nicht. PANDER spricht auch noch von einer glatten Leiste am Vorderrand dieses Knochens, die nur weichen Teilen zum Ansatz gedient haben kann.

Os medium anticum (PANDER).

(Taf. IV, Fig. 8, 9.)

Prämediane Platte (TRAQUAIR), Praefrontale (JAEKEL).

Der Knochen ist breit und recht massiv, von der Gestalt eines Trapezes. Sein freier Vorderrand ist konkav nach hinten eingebogen. Parallel zum Vorderrand verläuft die Rinne des lateralen Kopfastes der Seitenlinie.

Die dünne Fläche, die am Vorderrand vorspringt, ist völlig glatt, stellt also keine Nahtspalte dar. Sie hat wohl Muskeln oder Knorpeln zum Ansatz gedient. Durch die Schrägstellung der beiden Seitenränder wird die Innenfläche viel kleiner als die Außenfläche. Hinten und an den Seitenrändern ist der Knochen sehr dick, zur Mitte und nach vorne zu wird er ganz dünn.

Os articulare capitis (PANDER).

(Taf. IV, Fig. 4, 5 u. Taf. XI, Fig. 1.)

Os occipitale laterale (PANDER), Exoccipitale (TRAQUAIR), Epioticum (JAEKEL). Mit Exoccipitale bezeichnet man einen Knorpelknochen seitlich vom Foramen magnum, den man früher auch Occipitale laterale nannte. Der Name Epioticum wird für einen Knorpelknochen der Labyrinthregion der Teleostomen gebraucht.

Dieser Knochen bildet zusammen mit dem Os articulare dorsi das Gelenk zwischen Kopf und Rumpf. Auf ihn tritt die Seitenlinie vom Rumpf über und gabelt sich gleich darauf in einen occipitalen und einen lateralen Ast. Die hintere äußere Ecke trägt eine kleine Gelenkfläche für den Processus obstans des Os art. dorsi. Die absteigende Hinterwand trägt das Gelenk.

PANDER's Abbildung ist nicht gut, die Beschreibung aber ist richtig. Die Innenseite wird durch eine nach vorn gerichtete Knochenwand oder Crista in zwei Hälften, eine ganz schmale äußere und eine breitere innere geschieden. Mit dem Hinterrand des Knochens, der die Gelenkerhabenheiten, die Condyli PANDER's trägt, bildet diese Crista einen Winkel, der z. T. von einer dünnen Knochendecke überwölbt ist. In dieser Grube vermutete PANDER den Sitz der „Gehörknöchelchen".

Os laterale (TRAQUAIR).

(Taf. IV, Fig. 14, 15.)

Os laterale anticum oder Os anterolaterale (PANDER), Postfrontale (JAEKEL).

Der Knochen nimmt an der Begrenzung der Orbita teil und ist mit dem an ihn grenzenden Os extralaterale nicht durch eine Naht, sondern gelenkig verbunden. Die Rinne des lateralen Kopfastes der Seitenlinie

verläuft parallel zum Außenrande. Am kurzen Vorderrande springt eine schmale Fläche vor, ähnlich wie die beschriebene des Os med. ant., mit der sie sich aber nicht vereinigt. Mit einer Nahtspalte hat dieser Rand nichts zu tun.

Die Außenwand dieses Knochens fällt schräg ab. Auf ihr liegen die drei erhabenen polsterartigen Gelenkflächen, die Condyli. Der hintere Condylus ist groß und flach, der mittlere kurz und stark hervortretend, der vordere ist länglich und verstreicht nach vorne. PANDER's Schilderung der Innenseite dieses Knochens ist nicht leicht zu verstehen. Eigentümlich ist die trichterförmige Höhle am Hinterende des Knochens. Gebildet wird dieser Hohlraum von einer Knochenleiste, die sich nach außen einrollt und mit der Leiste auf der Innenseite des Os articulare capitis in Verbindung tritt. Der Hohlraum liegt also in der Längsachse des Knochens und öffnet sich nach hinten. Der Abschnitt neben der Höhle ist glatt und tief eingesenkt; der Knochen ist hier recht dünn.

Os sufflaminale (GROSS).

(Taf. IV, Fig. 2, 3.)

Os angulare (PANDER), Supraangulare (JAEKEL). Die Bezeichnung Os angulare muß vermieden werden, denn mit dem Os angulare des Unterkiefers hat dieser Knochen natürlich nichts zu tun. Ich führe die Bezeichnung „Sperrknochen" (sufflamen=Hemmschuh, Sperrkette) ein, um die Funktion des Knochens anzudeuten.

Der breitere vordere Teil des Knochens füllt die Lücke zwischen dem Os art. capitis, dem Os laterale und dem Os extralaterale aus. Nur mit den ersten zwei Knochen war er durch Nähte verbunden, zwischen ihm und dem Os extralaterale dagegen klaffte ein recht weiter Spalt. Das Hinterende des Knochens ist schmäler und ragte frei über den Vorderrand des Os art. dorsi. Auf der Unterseite befindet sich eine kleine Gelenkfläche mit Siebknochen, die sich auf die entsprechende kleine Gelenkfläche auf der glatten Knochenleiste des Os art. dorsi dicht neben den Processus obstans desselben legte. Ferner sieht man noch auf der Unterseite parallel zum freien Außenrande eine kielartige Verdickung des Knochens. Man findet diesen Knochen sehr selten. A. S. WOODWARD (1891) bildet auf Taf. III, Fig. 1 die linke hintere Schädelhälfte von *A. scabra* mit einem ähnlichen Os sufflaminale (2) ab.

Os extralaterale (TRAQUAIR).

(Taf. IV, Fig. 10, 11.)

Operculum (PANDER), Jugale (JAEKEL). Es besteht kaum eine Homologie mit dem Jugale = Supermaxillare der Fische, erst recht nicht mit dem Jugale der Tetrapoden.

Diese große muschelförmige Platte bedeckte die Seiten des Kopfes und war durch eine Diarthrose mit dem Mittelschädel verbunden. Ganz heile Stücke besitze ich nicht, habe daher auf den Abbildungen den Außenrand und den Hinterrand rekonstruiert. Die Oberseite ist mit Tuberkelreihen bedeckt, die alle von einem Punkt dicht an der Mitte des Innenrandes ausstrahlen. Auch der abfallende Innenrand gegenüber dem Os sufflaminale ist mit Tuberkeln bedeckt, der übrige Innenrand paßt sich genau dem Außenrande des Os laterale an; auch fällt er ein wenig schräg ab und trägt die drei Condylusflächen, die denen des Os laterale in Lage und Form genau entsprechen. Dicht vor dem mittleren Condylus ist die absteigende Fläche des Innenrandes tief ausgehöhlt, was man besonders bei Betrachtung des Knochens von innen wahrnehmen kann. Hier befindet sich also eine Öffnung zwischen beiden Knochen, die auch bei festestem Aneinander-

liegen der Knochen nicht geschlossen wird. Diese Grube macht fast den Eindruck einer Inserationsfläche; vielleicht hatte sie aber auch eine ganz andere Bedeutung. Die fast ganz glatte Innenseite läßt deutlich drei ganz flache Wülste erkennen, die parallel zum Außenrand verlaufen.

Os mentale (Traquair).

Dieser Knochen der Kopfunterseite, der nicht durch eine Syndesmose oder Diathrose mit den anderen Knochen verbunden war, ist bisher noch nicht gefunden worden. Pander's Abbildung stellt eine Rekonstruktion dar, die nach dem Os mentale des schottischen *Pterichthys* entworfen ist.

b) Rumpfpanzer.

Der Rumpfpanzer besteht aus drei unpaarigen und fünf paarigen Knochen, von denen die Ossa semilunaria im Vergleich zu den übrigen sehr klein sind. Das Os med. dorsi und das Os med. dorsi posterius,

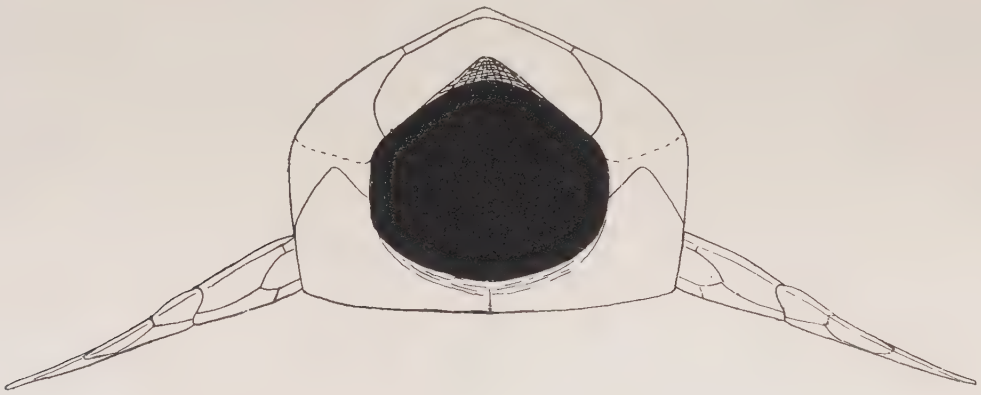

Abb. 13. Rekonstruktion des Rumpfpanzers von *A. ornata*, von hinten gesehen.

sowie die medial von der Lateralkante gelegenen Teile des Os art. dorsi und des Os dorsolaterale posterius bilden die Dorsalseite des Panzers. Die andere Hälfte der beiden letzten Knochen und die Lateralwände des Os ventrolat. ant. und ventrolat. post. bilden die Lateralwand des Rumpfpanzers, während ihre Ventralwände mit dem Os medium ventris und den Ossa semilunaria die fast ebene Ventralwand bilden.

Os medium dorsi (Pander).

(Taf. VII, Fig. 11 u. Abb. 14.)

Nuchale (Jaekel). Nuchalia = Supratemporalia nennt man ganz bestimmte Knochen des Schädels der Teleostomen, die hinter dem Parietale liegen.

Pander's Abbildung dieser großen sechseckigen oder ovalen Platte ist ungenau; die Beschreibung teilweise unrichtig. Der Knochen gleicht sehr dem entsprechenden von *A. maxima*. Auf der Mittellinie bilden die Tuberkel von der Mitte bis zum Hinterende oft eine Kammleiste. Die Decksäume der Innenseite

sind sehr breit. Die Innenseite ist bis auf ein Feld am Vorderende (Taf. VII, Fig. 11) glatt. Dieses Feld ist runzlig rauh. Schliffe durch dieses Feld zeigen deutlich, wie hier eine große Menge dicker Faserbündel (Scharpeysche Fasern) in den Knochen schräg einstrahlt. Es handelt sich also um eine echte Muskelfacette.

Os medium dorsi posterius (Pander).

(Taf. VII, Fig. 10 u. Abb. 15.)

Postnuchale (Jaekel).

Pander's Abbildung ist sehr unvollkommen. Im Gegensatz zu den übrigen Antiarchi, speziell zu *A. maxima* ist bei *A. ornata* dieser Knochen am Hinterende nicht spitz ausgezogen, sondern konkav ein-

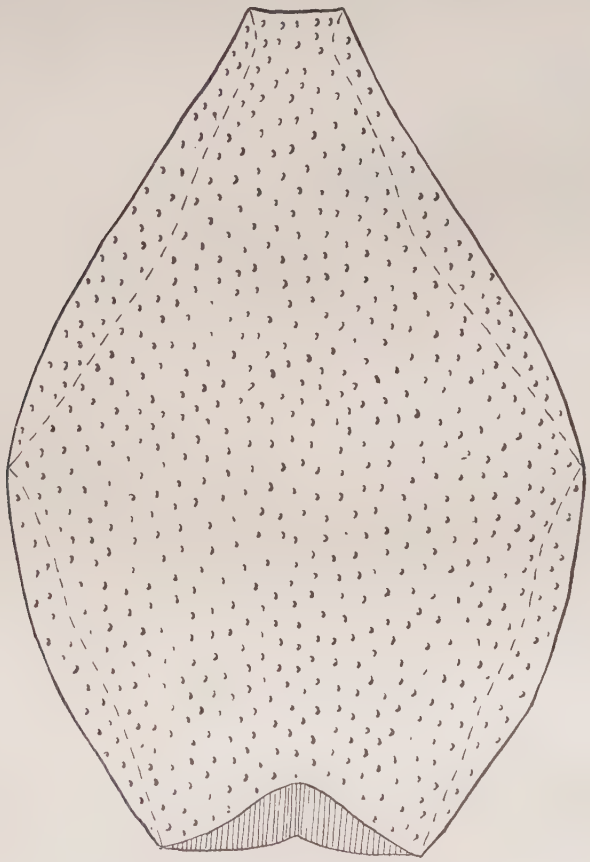

Abb. 14. Os med. dorsi. Die unterbrochene Linie deutet den Verlauf des Decksaumes auf der Innenseite an. Rekonstruktion. ½ d. natürl. Gr.

gebogen. Auf der Innenseite sieht man die breiten Decksäume. Das caudale Ende des Seitenrandes hat senkrechten Nahtspalt (Harmonie). Der größte Teil des Knochens ist recht dünn und innen glatt. Am Hinterende ist der Knochen mächtig angeschwollen. An der Innenseite zieht sich ein dicker Wulst parallel zum Hinterrande über den Knochen. Auf ihm sitzt genau in der Mittellinie ein hornartig spitzer Zapfen,

der schräg nach vorne gerichtet ist. Vor ihm öffnet sich in der gleichen Richtung eine trichterförmige Grube, deren Inneres konzentrisch runzlig gestreift ist. Der breite Saum von dem Wulst bis zum Hinterrande ist oft von flachen Tuberkeln besetzt. Dieselbe Erscheinung finden wir an allen Rändern, die die caudale Öffnung des Rumpfpanzers umgeben. Die die Oberseite der Knochen bedeckende Haut muß sich hier ein wenig der Innenseite des Knochens mit einer Falte angeschmiegt haben, bevor sie auf den Schwanz des Tieres übertrat.

Os articulare dorsi (Pander).

(Taf. V, Fig. 4 u. Taf. VII, Fig. 3, 4, 9, Abb. 16.)

Os anterolaterale dorsi, Os laterale anticum (Pander).
Operculum (Jaekel), Scapula (Hoffmann).

Der Knochen besteht nicht, wie der nach hinten auf ihn folgende, aus zwei frühzeitig verschmolzenen Stücken, sondern er ist ganz einheitlich. Genau über der Mittellinie des Knochens verläuft eine ausgesprochene Kante, die einen Winkel von ca. 125° bildet.

Pander's Abbildung ist wenig geeignet, um eine klare Vorstellung von diesem komplizierten Knochen zu geben. Nicht leicht zu beschreiben ist die vordere absteigende Wand des Knochens, die die Gelenkflächen

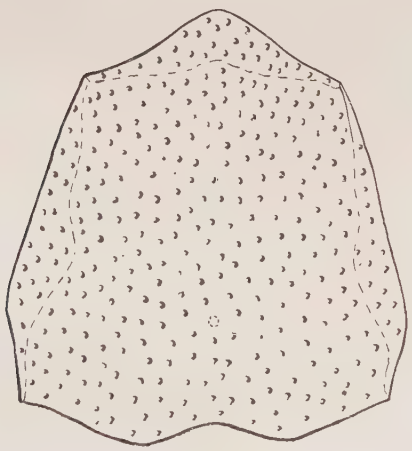

Abb. 15. Os med. dorsi post. Rekonstruktion. ½ d. natürl. Gr.

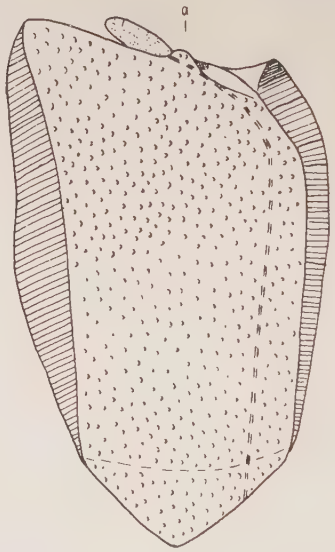

Abb. 16. Os articulare dorsi der rechten Seite. Die punktierten Flächen sind die Gelenkflächen. Die doppelte unterbrochene Linie — die Seitenlinie. Bei a Proc. obstans, rechts neben ihm die kleine Gelenkfläche für das Os sufflaminale. Rekonstruktion. ½ d. natürl. Gr.

trägt. Dreht man den Knochen so, daß man auf diese Wand schaut, so sieht man das auf Taf. V, Fig. 4 wiedergegebene Bild. In der Mitte sieht man die Unterseite des Processus obstans, der typischen Siebknochen aufweist. Vom Processus obstans zieht schräg nach oben die löffelförmige Gelenkfläche für die Condylusreihe des Os artic. capitis. Schräg nach unten zieht eine wulstförmig aufgetriebene Verdickung

der Fläche, die hohl ist und einen dornförmigen spitzen Fortsatz des Os ventrolat. ant. aufnimmt. Im Winkel zwischen diesen beiden Gebilden mündet ein feiner Kanal. Vom Processus obstans, der mit Tuberkeln bedeckt ist, zieht sich eine glatte niedrige Leiste zur vorderen medialen Ecke des Knochens. Auf ihrer Oberseite trägt sie eine kleine Gelenkfläche für das Os sufflaminale. Die löffelförmige Gelenkfläche für das Occipitalgelenk springt frei in die vordere Öffnung des Rumpfpanzers vor und ist sehr dünn und zerbrechlich. In ihr findet man das genaue Negativ der Condyli des Os artic. capitis.

An der vorderen Außenecke des Knochens (Taf. VII, Fig. 9) weist die Nahtstufe eine ganz besondere Ausbildung auf. Hier findet sich ein tief in den Knochen hineingehender Spalt, der vorn in den Hohlraum des Wulstes übergeht. Wie schon erwähnt, schiebt sich in letzteren Hohlraum eine dornförmige Spitze des Os ventrolat. ant. hinein. Durch diese komplizierte Art der Knochenverbindung wird der seitliche Vorderrand der Rumpföffnung versteift.

Os dorsolaterale posterius (Traquair).

(Taf. VIII, Fig. 17 u. Abb. 17.)

Os laterale posterius dorsi (Pander), Supracleithrum + Cleithrum (Jaekel), Postscapula (Hoffmann).

Auch diesen Knochen bildet Pander sehr unvollkommen ab. Er gleicht sehr dem entsprechenden Knochen von *A. maxima* und den übrigen Antiarchi. An diesem Knochen findet man ebenfalls eine kompli-

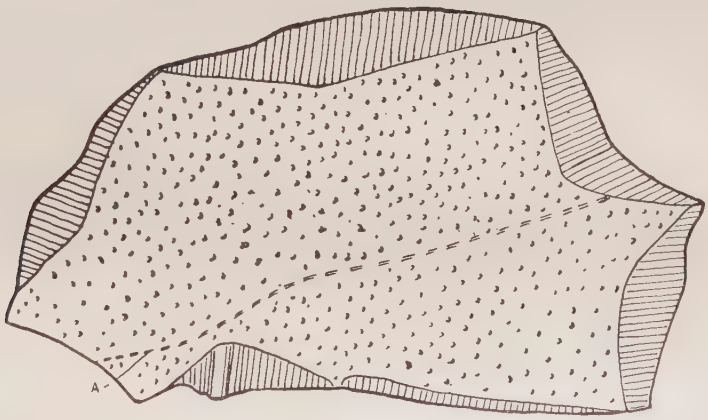

Abb. 17. Rechtes Os dorsolat. post. Die feine Linie bei A zeigt das Abweichen der Nahtlinie von der Seitenlinie. Rekonstruktion. ½ d. natürl. Gr.

zierte Nahtverbindung mit einem Dorn. Am hinteren Abschnitt des Außenrandes findet sich ein tiefer Spalt, der in seiner Mitte sich erweitert, um ein dornartiges Gebilde des Decksaumes des Os ventrolaterale post. (Taf. VIII, Fig. 14) aufzunehmen. Das caudale Stück des Randes hat senkrechten Nahtspalt. Die Innenseite ist völlig glatt und hat keine Muskelfacetten. Professor Jaekel behauptete, daß dieser Knochen das Verschmelzungsprodukt zweier Knochen sei und stützte sich dabei auf einen Fund, der auf S. 15 Fig. 5 seiner Arbeit (1903) abgebildet ist. Die Rinne der Seitenlinie deutete er als den Rest der Verwachsungsnaht. Dagegen wehrten sich Traquair und Hoffmann; letzterer trat ganz entschieden für den Sinneslinienscharakter der Rinne ein. Jaekel vermutete einen völlig geschlossenen Sinneslinienkanal in der Kante über der Rinne.

Nicht selten findet man von *A. ornata* Teile dieses Knochens, die eine Naht mit schräger Spalte aber völlig ohne Saumfläche aufweisen. Setzt man diese Teile zusammen, so ergeben sie den ganzen Knochen. Die Nahtspalte ist mit feinen Höckerchen und Grübchen bedeckt, ähnlich wie die Ränder der Knochen des Arthropterygiums. Mit Bruchflächen kann diese Naht nicht verwechselt werden. Fast über den ganzen Knochen hinweg zieht sich die Rinne der Seitenlinie genau über dieser Naht. Am Hinterende dagegen gabeln sich beide Linien und beweisen damit ihre Unabhängigkeit voneinander (Abb. 17). Betrachtet man die Innenseite des Knochens, so kann man die feine Naht deutlich sehen (Taf. VIII, Fig. 17). Auch auf der Oberseite des Knochens kann man dort, wo sich Naht und Seitenlinie voneinander trennen, die Naht angedeutet finden, da sich über ihr keine Tuberkeln befinden. Dünnschliffe durch diese Partie zeigen deutlich, wie sich hier schon frühzeitig die Syndesmose in eine Synostose umgewandelt hat (Taf. I, Fig. 3). Es erweist sich hiermit, daß das Os dorsolaterale post. aus zwei frühzeitig miteinander verwachsenen Knochen besteht. Somit hatte sowohl JAEKEL als auch HOFFMANN z. T. recht.

Os ventrolaterale anterius (PANDER).

(Taf. V, Fig. 4, 5, 6; Taf. VII, Fig. 8, 12, 13, 14 u. Abb. 18 u. 19.)

Clavicula (JAEKEL), Clavicula coracoid (HOFFMANN).

Dieser Knochen besteht aus zwei senkrecht aufeinanderstehenden Platten. Da aber von der Ventralplatte der vordere stark angeschwollene und seitlich vorgewölbte Teil durch eine auf ihr senkrecht stehende sehr dünne Knochenwand abgetrennt wird (Taf. V, Fig. 4) und sie keine Seitenwand besitzt, so ist es für die

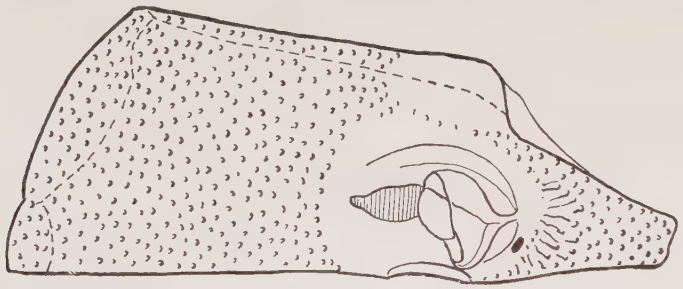

Abb. 18. Rechtes Os ventrolat. ant. Seitenwand mit Gelenk und Achselloch (schraffiert). Rekonstruktion. ½ d. natürl. Gr.

Beschreibung am geeignetsten, den Knochen in drei Teile zu zerlegen. Wir haben also eine Seitenwand mit dem Achselloch, eine Ventralwand und einen Jugularteil, auf den sich die Ventralfläche des Kopfes legt. An der Stelle, wo die Seitenwand und der aufgetriebene Seitenrand des Jugularteiles ineinander übergehen, sitzt der helmförmige Gelenkkopf in der Pfanne des Schultergelenkes.

Die Seitenwand steht rechtwinklig, manchmal sogar etwas spitzwinklig auf der Ventralwand. Vorne biegt sie medialwärts ein und endet mit einem Dorn, dessen Spitze frei herausragt. Der freie Dorn ist auf allen Seiten mit feinen Leistchen bedeckt. An ihn schließt sich der Decksaum des Knochens, der aber im Anfangsteil wieder von dem Os artic. dorsi überlagert wird. Die Seitenwand ist recht dünn, namentlich um das Achselloch herum; ihre Innenseite ist völlig glatt. Die Ventralwand ist nach vorne zu ziemlich dick. Zum Os medium ventris zu wird sie sehr dünn. Auf ihrer Innenseite läßt sie ziemlich dicht vor der trennenden

Knochenwand einen bogenförmigen Wulst erkennen (Abb. 19 B). Er nimmt seinen Ausgang von der Stelle, wo die dünne trennende Knochenwand von einem Kanal durchbohrt wird und zieht zum Rande, wo er mit einem entsprechenden Wulst der anderen Seite zusammentrifft. Die Ventralwand des rechten Knochens überlagert in der Mittellinie die des linken.

Der Jugularteil ist auf seiner Innenseite untuberkuliert, aber narbig und runzlig. Ein von mir gefundenes Exemplar der rechten Seite, das sich in der Sammlung des Wiener Paläobiologischen Institutes befindet, zeigt hier merkwürdigerweise einige Tuberkeln. Zur Mittellinie zu wird der Knochen dünner. In einem bogenförmigen Einschnitt an seinem Vorderende legt sich das Os semilunare. Hier stoßen an einem

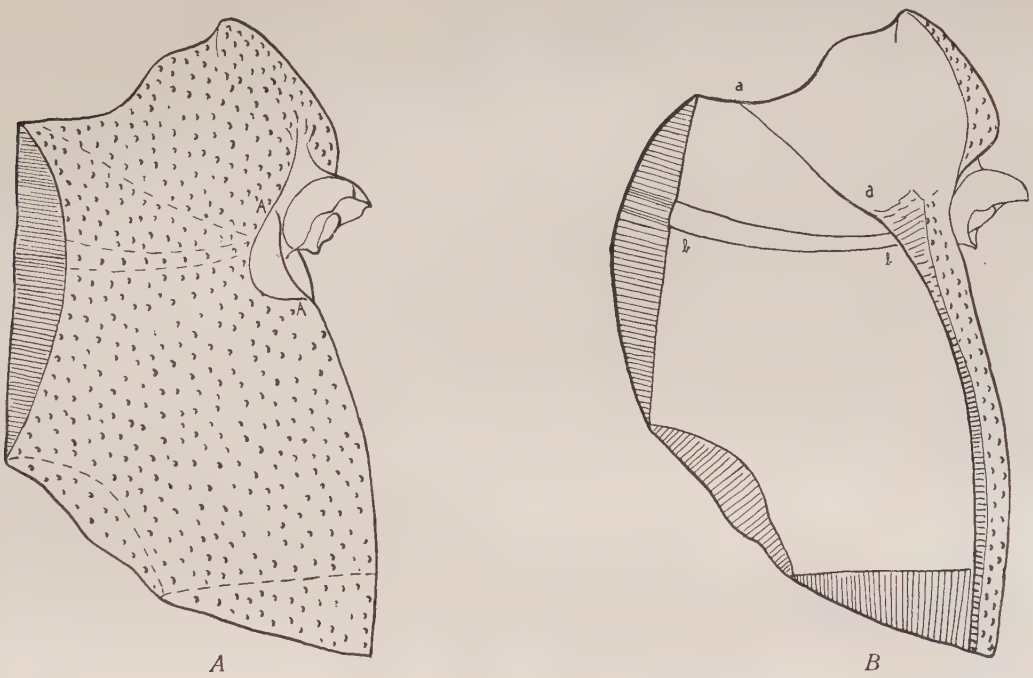

Abb. 19. A Linkes Os ventrolat. ant. Ventralwand. A—A Übergreifen der Gelenkkapselpartie auf die Ventralwand. Rekonstruktion. ½ d. natürl. Gr.
B Rechtes Os ventrolat. ant. von oben betrachtet. Die Linie a—a deutet die Stellung der Trennungswand zwischen Rumpfteil und Jugularteil an. b—b zeigt den Verlauf des rippenartigen Wulstes auf der Innenseite der Ventralwand. Rekonstruktion. ½ d. natürl. Gr.

Punkt vier Nähte zusammen. Zu diesem Punkt zieht die dünne trennende Knochenwand, die hier ausstreicht (Abb. 19 B.) Diese Knochenwand ist ein schräg nach vorn gerichtetes dreieckiges Knochenblatt, das wohl eine Art Trennungswand zwischen den Weichteilen des Rumpfes und des Kopfes darstellt (Taf. V, Fig. 4). In der Ecke zwischen Seitenwand, Trennungswand und Ventralwand öffnet sich ein kurzer breiterer Kanal, der unter der Trennungswand durch den Knochen zieht. Genau unter ihr gibt er einen breiteren Kanal und einen ganz engen ab, die mit dem Gelenk in Zusammenhang stehen.

Die genaue Beschreibung des Gelenkes erfolgt im Kapitel über die Anatomie und Mechanik der Gelenke.

Os ventrolaterale posterius (Pander).

(Taf. VIII, Fig. 14 u. Abb. 20).

Postclavicula (Jaekel), Postclaviculacoracoid (Hoffmann).

Auch dieser Knochen besteht aus zwei Wänden, die rechtwinklig aufeinander stehen. Die Lateralwand ist recht schmal, besonders nach vorne zu. Die Ventralwand dagegen ist eine breite Fläche, die mit einem abgerundeten freien Hinterrande endigt. In der ventralen Mittellinie überlagert der linke Knochen den rechten.

Interessant an diesem Knochen ist die Versteifung des Hinterendes seiner Seitenwand. Die Seitenwand ist innen völlig glatt. Die dornartige Versteifung (Taf. VIII, Fig. 14) läßt sich als Verdickung auf der

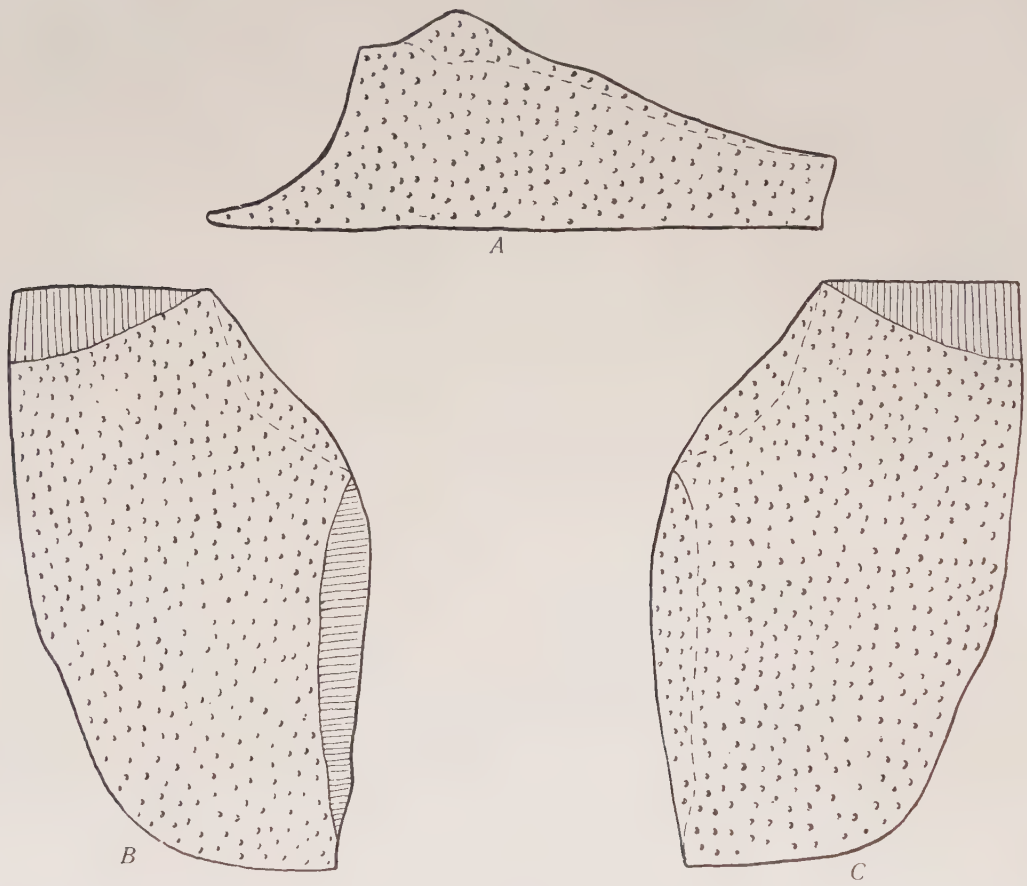

Abb. 20. A Rechtes Os ventrolat. post. Seitenwand. Rekonstruktion. ½ d. natürl. Gr.
B Rechtes Os ventrolat. post. Ventralwand. Rekonstruktion. ½ d. natürl. Gr.
C Linkes Os ventrolat. post. Ventralwand. Rekonstruktion. ½ d. natürl. Gr.

Innenseite bis zur Ventralkante verfolgen. Die übrige Seitenwand ist dünner. Die Ventralwand ist nach vorne zu sehr dünn, hinten recht dick. Ein flacher Wulst zieht von der Dornversteifung aus quer zur Mittellinie, ähnlich wie am Vorderende des vorher beschriebenen Knochens. Der hinterste Teil der Bauchnaht hat senkrechten Nahtspalt.

Os medium ventris (Pander).

(Taf. VIII, Fig. 17.)

Interclavicula (Jaekel), Sternum (Hoffmann). Eine Interclavicula kommt ebensowenig wie ein Sternum bei Fischen vor.

Der Knochen ist eine große rhombische Platte.

An den Spitzen des Knochens sind die Sohlsäume stets voneinander getrennt. Die Tuberkeln des Knochens sind ganz flach und undeutlich. Der Knochen ist sehr dünn.

Os semilunare (Pander).

(Taf. VII, Fig. 5, 6, 7.)

Jugulare (Jaekel).

Dieser paarige, massive und kleine Knochen findet sich nur sehr selten. Der Hinterrand ist dick, der freie Vorderrand dünn. Die untuberkulierte Innenseite ist etwas narbig. Die Mittelnahtfläche ist glatt, aber nicht ganz eben; sie steht senkrecht.

c) Arthropterygium.

Proximalglied.

(Taf. V, Fig. 1, 2, 3 u. Taf. VI, Fig. 1, 2.)

Da Hoffmann in seiner Arbeit (Palaeontographica 1911) die einzelnen Knochen des Arthropterygiums ausführlich beschrieben hat, will ich, um eine Wiederholung zu vermeiden, nur die neuen Beobachtungen an der großen Menge von Knochen, die ich gesammelt habe, beschreiben. Auch die Abbildungen erübrigen eine genauere Beschreibung.

Os articulare superius (Gross).

(Taf. VI, Fig. 12.)

Dorsal-articular (Traquair), obere Gelenkplatte (Hoffmann).

Meist wird dieser Knochen vom Os articulare inferius durch die Spitze des Os marginale externum getrennt. Manchmal berühren sich aber die Knochen über der Spitze, so wie das allgemein für die Gattung *Bothriolepis* gilt. Die Innenseite ist, abgesehen vom Gelenkteil, bis auf zwei kleine Stellen völlig glatt. Am Innenrand befindet sich ein kleines Feld, das einer Muskelfacette ähnelt (Taf. VI, Fig. 12 bei a). Ein ähnliches, sehr schwach ausgebildetes Feld findet man am Außenrande, wo der Knochen die Spitze des Os margin. ext. berührt.

Os articulare inferius (Gross).

(Taf. VI, Fig. 9.)

Ventral-articular (Traquair). Untere Gelenkplatte (Hoffmann).

Dieser Knochen ist massiver als der eben beschriebene. Auch auf seiner Innenseite befinden sich, wenn auch nur sehr undeutlich wahrzunehmen, zwei Felder, die Muskelfacetten ähnlich sehen. Der Winkel der Ventralkante beträgt ca. 90°.

Os axillare (Gross).

(Taf. VI, Fig. 6, 7.)

Internal articular (Traquair), Innengelenkplatte (Hoffmann).

Dieser Knochen weist keine Gelenkfläche auf, da er nicht an der Gelenkbildung zwischen Rumpf und Proximalglied teilnimmt. Der obere stark verdickte Teil ist glatt. Von ihm entspringt auf der Außenseite die Arthropterygialfurche.

Os marginale externum (Traquair).

(Taf. VI, Fig. 8.)

Außenplatte (Hoffmann).

Am proximalen Ende des Knochens verstreichen die Tuberkel. Die Innenseite des Distalendes ist mit Siebknochen bedeckt. Die Gelenkfläche ist stets unsymmetrisch; sonst ist die Innenseite glatt.

Os marginale internum (Traquair).

(Taf. VI, Fig. 5 u. Taf. VIII, Fig. 13.)

Innenplatte (Hoffmann).

Die Ventralwand ist am distalen Ende tief bogenförmig eingeschnitten und ermöglicht dadurch die Bewegung des Distalgliedes. Hoffmann gibt diesen Knochen in seiner Arbeit (1911) nicht richtig wieder.

Os orbiculatum dorsale (Gross).

(Taf. VI, Fig. 10.)

Dorsal aconneal (Traquair), obere Mittelplatte (Hoffmann). Orbiculatus = scheibenförmig, Hinweis auf die Form des Gelenkteiles.

Der Knochen ist sehr dünn und zerbrechlich. Das distale Ende ist scheibenartig ausgebildet und z. T. außen und innen mit Siebknochen bedeckt. Die Gelenkscheibe ist durch glatte Streifen von dem übrigen tuberkulierten Teil des Knochens getrennt. Auf der Innenseite sieht man vor dem Siebknochen der Gelenkscheibe eine bogenförmige Muskelfacette und einen flachen Knochenvorsprung.

Os orbiculatum ventrale (Gross).

(Taf. VI, Fig. 11.)

Ventral aconneal (Traquair), untere Mittelplatte (Hoffmann).

Dieser Knochen ist bedeutend größer und dicker als der eben beschriebene. Der größere Teil der Gelenkscheibe ist mit Siebknochen bedeckt. Der Knochenvorsprung auf der Innenseite wird distalwärts ebenfalls von einer Muskelfacette umgeben; er ist bedeutend größer und stärker als der des vorher erwähnten Knochens.

Eine „innere Endplatte“ (G. Hoffmann, Palaeontographica 1911, Taf. XXVI, Fig. 8, I. E.) hat weder *A. ornata* noch sonst irgendeine Antiarchiart besessen.

Distalglied.

(Taf. VI, Fig. 3, 4 u. Taf. VII, Fig. 1, 2.)

Os articulare externum (Gross).

(Taf. VIII, Fig. 10.)

Upper marginal (Traquair), Außengelenkplatte (Hoffmann).

Pander's Abbildung (Taf. 6, Fig. 3, 6) ist ganz unzureichend. Hoffmann hat sie für die Abbildung des Os articulare internum gehalten. Die Kante des Gelenkteiles ist mit Siebknochen bedeckt. Am distalen Ende der Gelenkkante findet sich oft eine Grube, in die ein Siebknochenhöcker des Os marginale externum hineinpaßt. Auf der Dorsalseite des Gelenkteiles findet sich noch eine zweite Gelenkfläche. Dort ist ein Spalt zwischen dem tuberkulierten Teil des Knochens und dem Gelenkteil vorhanden, in den sich der größere Teil der Gelenkscheibe des Os orbiculatum dorsale hineinschiebt. Auf der Ventralseite des Gelenkteiles findet man nur selten eine kleine Andeutung einer solchen Spalte.

Os articulare internum (Gross).

(Taf. VIII, Fig. 11.)

Innengelenkplatte (Hoffmann).

Diesen Knochen bildet Pander auf Taf. 6, Fig. 3, 6a, 6b, 6c ab. Die Fig. 6 c ist schlecht. Hoffmann sah diese Abbildung für die des Os artic. ext. an; seine rekonstruierte Abbildung auf Taf. XXVI, Fig. 16 a ist nicht zu gebrauchen.

Das Os articulare int. ist ein Kantenknochen mit tuberkuliertem Teil und Gelenkteil. Die Kante ist sehr scharf. Auf die tuberkulierte Ventralwand tritt die Arthropterygialfurche vom Proximalglied über, um bald auf das Os articulare ventrale zu gehen. Der Gelenkteil des Knochens ist völlig glatt ohne jede Spur von Siebknochen. Sowohl auf der Dorsal- als auch Ventralseite des Gelenkteiles sind narbige Stellen vorhanden, die vielleicht Sehnen zum Ansatz gedient haben.

Os articulare dorsale (Gross).

(Taf. VIII, Fig. 6.)

Dorsal centrale (Traquair), obere Gelenkplatte (Hoffmann).

Die Gelenkspalte des Knochens reicht nicht über den ganzen Knochen, sondern zum Os artic. int. zu verstreicht sie. Die Innenseite des Knochens ist völlig glatt. Dieser Knochen ist viel dünner als der ventrale und daher leicht von ihm zu unterscheiden.

Os articulare ventrale (Gross).

(Taf. VIII, Fig. 5.)

Ventral centrale (Traquair), untere Gelenkplatte (Hoffmann).

Am proximalen Ende ist der Knochen gespalten, um die Gelenkscheibe des Os orbiculatum ventrale aufzunehmen. Die Spalte zieht über das ganze Ende des Knochens, ist aber zum Os artic. intern. zu glatt, sonst mit Siebknochen bedeckt. Auf der Innenseite des Knochens läßt sich ein undeutlicher Längswulst erkennen.

Os acutum externum (Gross).

(Taf. VIII, Fig. 1, 2, 15.)

Lover marginal (Traquair), Außenplatte (Hoffmann).

Vom Os acutum internum ist dieser Knochen leicht zu unterscheiden. Er ist dünner, es fehlt ihm die lange massive Spitze, es fehlt die glatte Furche auf der Ventralwand, der Kiel ist stumpfer. Schwer ist es manchmal zu unterscheiden ob er zum rechten oder linken Arthropterygium gehört. Man muß die Dorsalseite von der Ventralseite unterscheiden können. Schaut man auf das proximale Ende, so sieht man, daß die Ventralseite breiter ist als die Dorsalseite.

Os acutum internum (Gross).

(Taf. VIII, Fig. 3, 4, 9, 16.)

Innenplatte (Hoffmann).

An der Furche ist dieser Knochen leicht als zum rechten oder linken Distalglied zugehörig zu erkennen.

Os distale (Gross).

(Taf. VIII, Fig. 7, 8, 9, 12.)

Terminal (Traquair), Distalplatte (Hoffmann).

Dieser Knochen bildete die Spitze des Distalgliedes. Ab und zu findet man Stücke, von denen mehr als die Hälfte abgebrochen ist. Da das verlorene Ende nicht regeneriert wurde, haben solche Knochen eine gedrungene aufgetriebene Gestalt (Taf. VIII, Fig. 9). Die Wunde wurde einfach geschlossen. Oft verknöchern die Syndesmosen, die diesen Knochen mit den Ossa acuta verbinden, vollkommen, so daß man nicht einmal die Nahtlinien sehen kann. So entsteht ein vergrößertes anders gestaltetes Distalstück. So erscheint es nicht mehr verwunderlich, daß man, wenn auch nur ungemein selten, Exemplare dieses Knochens findet, die Nahtlinien aufweisen, von denen man sonst auf dem einheitlich erscheinenden Knochen nichts sieht. Es stellt sich heraus, daß das Os distale ein Verschmelzungsprodukt von vier oder fünf einzelnen Knochen ist. Deutlich sieht man, daß die proximal vorragenden freien Platten Knochen sind, die eine stark verkleinerte, sonst aber völlig ähnliche Iteration des Os artic. ventr. und Os artic. dors. darstellen. Die proximalen Enden der Kanten sind ebenfalls verkleinerte Iterationen der Ossa acuta. Es bleibt nun die Spitze als letzter Knochen übrig, der wiederum ein verkleinertes Abbild des ganzen Os distale ist. Ganz sicher ist allerdings die Begrenzung dieses letzten Stückes nicht, da die Nähte hier nicht deutlich wahrzunehmen sind. Vielleicht ist das Spitzenstück mit dem einen der Kantenstücke ein einheitliches Gebilde, wie es Traquair in seinem großen Werk (1894—1904) auf S. 92 Abb. 52 und 53 und auf S. 102 Abb. 54 und 55 für *Pterichthys* darstellt. Hoffmann's Abbildungen von dem Distalstück des *Bothriolepis canadense* (1911, S. 301, Fig. 16) scheint mir nicht ganz richtig zu sein; eine doppelte Iteration liegt bei *Asterolepis ornata* nicht vor. Durch diese Funde werden die Unterschiede zwischen der Gattung *Asterolepis* und *Pterichthys* stark verringert.

6. Anatomie und Mechanik der Gelenke.

A. Das Schultergelenk.

a) Anatomie.

(Taf. V, Fig. 1, 2, 3, 5, 6; Taf. VI, Fig. 1, 2 u. Taf. VII, Fig. 8, 12, 13, 14.)

Dieses Gelenk stellt die bewegliche Verbindung des Arthropterygiums mit dem Rumpfpanzer her. Man hat zwei Gelenkstellen zu unterscheiden, eine am Os ventrolat. ant. und eine am proximalen Ende des Proximalgliedes. Zuerst beschreibe ich das Gelenk an dem Rumpfknochen.

In dem Vorderende der Seitenwand des Os ventrolat. ant. finden wir eine recht tiefe Gelenkpfanne, die vom Knochen oben ein wenig überwölbt wird. Diese Pfanne wird von einer Knochenleiste durchzogen, die im Grundriß die Gestalt eines sehr gestreckten gleichschenkligen Dreiecks hat (Taf. V, Fig. 6.). Auf dieser Leiste sitzt eine halbkugelförmige Knochenprotuberanz, die ihre gewölbte Fläche der Pfanne zukehrt, die ebene Fläche nach außen. In letztere senkt sich eine tiefe trichterförmige Grube. Ein abgebrochenes Gebilde dieser Art sieht wie ein Helm aus und wird seit Pander deswegen einfach Helm genannt. Der vorne zugeschärfte Rand der Helmleiste (Crista) wird Grat genannt. Über diesem Grat befindet sich ein dreieckiges Feld mit ausgesprochen narbiger Skulptur. Der tief in den Helm eingelassene Trichter ist unsymmetrisch und reicht bis auf den Boden der Leiste. Die Oberfläche des Trichters ist mit feinen konzentrischen Leistchen bedeckt. Auch sieht man eine Längsstreifung. Der Rand des Trichters erhebt sich etwas über die ebene Helmfläche. Zu beiden Seiten des Trichters sind in dieser Fläche Muskelfacetten vorhanden; die obere ist immer bedeutend tiefer als die untere. Dicht hinter dem Helm liegt das längsovale Achselloch. Der Wulst, der auf der Innenseite des Os ventrolat. ant. in den Dorn aufläuft, zieht nach unten durch das Achselloch und tritt auf die ebene Fläche des Helmes über.

Die Gelenkpfanne und zum Teil auch das Achselloch sind von glatten untuberkulierten Partien umgeben (Taf. VII, Fig. 14), ein Zeichen dafür, daß hier auf dem Knochen dickere Gewebemassen lagen. Die glatten Flächen, die den unteren Rand der Pfanne umgeben, greifen auf die Ventralseite des Knochens über (Abb. 19 A). Meist erhebt sich der Pfannenrand mit einer deutlichen Stufe über die ihn umgebenden glatten Flächen. Am Boden dieser Stufe vorne, in der Nähe des Grates mündet ein Kanal mit ovalem Querschnitt (Taf. V, Fig. 6 u. Taf. VII, Fig. 14). Meist ist er nur auf der unteren Seite ausgebildet. Tritt der Kanal an der oberen Stufe aus, so ist er an der unteren nur mangelhaft oder gar nicht entwickelt. Dieser Kanal zieht unter der Pfannenhälfte zu dem Kanal, der unter der trennenden Knochenwand, die Rumpf- und Jugularteil scheidet, hindurchzieht (Taf. V, Fig. 4). Vermutlich handelt es sich um einen Kanal, der einen Zweig eines vom Kopf kommenden Nerven oder Blutgefäßes beherbergte.

Der Jugularteil springt ziemlich stark nach außen vor, wie man deutlich bei einer Betrachtung des Rumpfpanzers von oben sieht (Taf. IX, Fig. 1), ungefähr in einem Winkel von 45°, so daß die ebene Helmfläche mit dem Trichter nach hinten, der Grat schräg zur Seite schaut. Bricht man den Helm von der Leiste, so sieht man deutlich, daß die Leiste in einem Winkel von ca. 5° zur Horizontalebene nach vorne und unten verläuft; ihr hinteres Ende liegt ein wenig höher als ihr vorderes. Die Leiste selbst ist ebenfalls nach unten (20°) geneigt, was man am besten wahrnehmen kann, wenn man von vorn auf den Grat sieht. Die Pfanne steht eben nicht senkrecht zur ebenen Ventralfläche, sondern geneigt, da die Wand, in der sie liegt, sich nach außen neigt. Dadurch erhält der Helm ebenfalls eine Neigung um 20° nach unten.

Die Pfanne besteht aus Siebknochen, besonders typisch an ihrer breitesten Stelle. Das Achselloch liegt in der Fortsetzung der Helmleiste und wird oben und unten bis zur Hälfte von der Pfanne umfaßt, die hier weniger typischen Siebknochen aufweist. Auch die Helmleiste ist mit Siebknochen bedeckt, mit Ausnahme der Gratpartie. Vorne zu beiden Seiten des Grates zieht ein narbiger Streifen in die Pfanne, geht am Grat hoch und breitet sich als das schon erwähnte Dreieck über dem Grat aus. Diese dreieckige Fläche wurde nie von den Knochen des Proximalgliedes bedeckt, sondern auf ihr inserierten Sehnen. Die Kugelflächen des Helmes sind ebenfalls mit Siebknochen bedeckt. Am hinteren Ende der Helmleiste greift die glatte Fläche der Helmaußenseite zu beiden Seiten zungenförmig auf die Leiste über (Taf. VII, Fig. 13). Dort, wo die Basalfläche durch das Achselloch nach innen zieht, findet sich eine längsgestreckte Muskelfacette (Taf. V, Fig. 5 u. Taf. VII, Fig. 12).

Völlig unklar ist die Bedeutung des Trichters. Die konzentrische Streifung in ihm läßt vermuten, daß es sich hier um eine eigenartige Sehnenansatzstelle handelt. Ein Nervenkanal scheint nicht von den schon erwähnten Kanälen unter der Trennungswand zum Boden des Trichters zu ziehen, wie es Hoffmann beschreibt. Er müßte jedenfalls so außerordentlich eng sein, daß er sich nicht von den Tubuli der Spongiosa des Helmes unterscheiden läßt.

Nur zwei von den vier Knochen des Proximalgliedes bilden das kopfartige Proximalgelenk desselben, nämlich das Os articulare superius und -inferius. Sie passen mit ihren Gelenkkalotten genau in die Spalten zwischen Helm und Pfanne, sie sind ein genaues Positiv dieser Hohlräume. Die Flächen mit typischem glatten Siebknochen schleifen genau auf den entsprechenden Stellen der Pfanne. Das Gelenk, das beide Knochen zusammen bilden, wird von der Spalte für die Helmleiste durchschnitten. Die Spalte hat genau den Umriß der Helmleiste, nur zur Innenwand des Proximalgliedes zu wird sie breiter und läßt dort stets eine Öffnung frei, durch die Weichteile des Rumpfes aus dem Achselloch in das Proximalglied übertraten (Taf. VI, Fig. 2). Die Außenseite des Gelenkes legt sich in die Pfanne, die Spaltenränder legen sich an die Helmleiste, und die Gelenkhöhle umschließt den Helm. Der Trichter öffnet sich in das Proximalglied. Alle Gelenkflächen werden von glatten tuberkelfreien Streifen umsäumt, die auf dem Os axillare am breitesten sind. Hier mußte ja nicht nur die Gelenkkapsel Ansatzstellen finden, sondern zum Schutz des Achselloches mußte die Hautbedeckung hier besonders fest sein.

Es ist nicht leicht, das Schultergelenk morphologisch zu definieren. Man hat es als Kugelgelenk bezeichnet; von einem Kugelgelenk kann hier natürlich nicht die Rede sein. Um das ständige schwerfällige Umschreiben zu vermeiden, nenne ich diese Gelenkart ein Helmgelenk; natürlich besagt der Name nur demjenigen etwas, der das Gelenk kennt.

b) Mechanik.

Für den größten Teil der Bewegung funktioniert das Gelenk wie ein echtes Scharnier. Der Helm ist viel breiter als die Spalte für die Leiste. So wird nun das Zusammenhalten des Gelenkes durch Umschluß (= Paarschluß) erreicht. Auch ohne alle Muskeln, Sehnen, Bänder usw. werden die beiden Gelenkteile zusammengehalten. Eigenartig ist nun bei diesem Gelenk, daß nicht die Pfanne mit umgreifenden Rändern den Gelenkkopf des Proximalgliedes festhält wie ein sogenanntes Nußgelenk, sondern das Proximalglied umfaßt mit seinen beiden Gelenkkalotten eine mediane helmförmige Protuberanz der Pfanne.

Der Helm ist, wie ich oben geschildert habe, ungefähr eine Halbkugel, auf deren gewölbten Flächen die Innenflächen der Gelenkkalotten schleifen, während die ebene Fläche mit dem Trichter von Knochen unbedeckt bleibt. Sie bietet somit Muskeln eine gute zentrale Ansatzfläche und wir sehen auf ihr auch

überall narbige Inserationseindrücke, zu denen vielleicht auch der Trichter zu rechnen ist. Bewirkt der Helm durch seine kugelige Ausbreitung den Paarschluß des Gelenkes, so stellt er auch die Ansatzfläche für die Muskeln, die das Proximalglied bewegt haben.

Man könnte annehmen, daß die Muskeln, wenigstens die Retraktoren, im Innern des Rumpfes inseriert hätten, mit ihren Sehnenenden durch das Achselloch gezogen seien und irgendwo in der Kante das Os marginale externum angegriffen hätten. An der Innenseite der vorderen Rumpfknochen finden sich allerdings keine Spuren von Muskelfacetten. Letzterer Umstand besagt allerdings nicht viel, es war ja vermutlich ein knorpliger Extremitätengürtel vorhanden. Der Vorderrand des Achselloches kann jedenfalls ausgezeichnet als Sehnenrolle funktioniert haben. Ausgeschlossen dagegen erscheint es mir, daß die Protraktoren im Rumpf lagen. Sie müßten dann den hinteren Rand des Achselloches als Sehnenrolle benutzt haben. Der Hinterrand des Achselloches ist aber ziemlich scharf und der Knochen dort so dünn wie ein Kartenblatt. Eine andere Lage aber kann ein Protraktor, der aus dem Rumpf kommt, nicht gut einnehmen, da er sonst bei einem Vorziehen der Extremität gedehnt werden müßte. Nehmen wir dagegen an, daß auf dem narbigen Dreieck über dem Grat wirklich ein Muskel inseriert hätte, so haben wir damit sofort einen Muskel, der vorzüglich als Protraktor funktionieren kann (vergl. Taf. XI, Fig. 4). Da das Proximalglied einen ausgesprochenen Gelenkkopf hat, ist es anzunehmen, daß der Protraktor, der auf dem Dreieck seinen Ursprung hatte, mehr zum distalen Ende des Gliedes inserierte. Haben die Retraktoren ihre Inserationsfläche ebenfalls auf dem Helm gehabt, so inserierten sie wohl mit ihrem anderen Ende an der Innenseite des Proximalgliedes. Schon früher habe ich darauf hingewiesen, daß auch der Trichter vielleicht eine Inserationsstelle eines Muskels darstellte. Der Muskel muß dann einen recht bedeutenden Umfang gehabt haben, und diente vielleicht als Protraktor. All' die Annahmen über die Muskeln sind natürlich völlig hypothetischer Natur, da uns ja als Anhaltspunkte nur die Facetten gegeben sind.

Nachdem uns nun das Zusammenhalten des Gelenkes klar geworden ist und wir uns Vorstellungen über die Muskulatur gemacht haben, gehen wir direkt zur eigentlichen Gelenkmechanik über.

Ich schicke ganz kurz das Resultat der Untersuchung voraus. Das Proximalglied konnte eine Bewegung ausführen, die es von einer Stellung, bei der es dem Rumpf mit seiner Innenwand dicht anlag (R ü c k s t e l l u n g), um ca. 85° nach vorne brachte, so daß es dann vom Körper abgespreizt war (S p r e i z s t e l l u n g, Taf. X u. Abb. 9). In letzter Stellung erhält das Proximalglied dadurch, daß der Helm sich um 20° nach unten neigt, ebenfalls die gleiche Neigung nach unten (Abb. 13 u. 21). Falls nicht die Elastizität des Gelenkes eine sehr große gewesen ist, verhinderte diese Neigung der Proximalglieder, daß das Tier während der Spreizstellung mit der Ventralfläche auf dem Boden lag, oder es mußten sich dann die Arthropterygia tief in den Sand einwühlen. Die Stellung der drei Flächen des Proximalgliedes veranschaulicht ein Querschnittsbild (Abb. 10). In der Rückstellung liegt das Proximalglied dem Rumpf mit seiner Innenwand fest an, die konkave Einbiegung der Ventralkante entspricht genau der ausgebogenen Kante des Os ventrolat. anterius (Abb. 19). Die Ventralfläche des Gliedes bildet mit der des Rumpfes einen Winkel von ungefähr 150°; die Dorsalseite steht schräg (Abb. 10). Die Bewegung aus der Spreizstellung in die Rückstellung findet in einer Ebene statt, die einen Winkel von 10—15° zur Ventralebene bildet. In dieser Ebene beschreibt das Distalende des Proximalgliedes einen Viertelkreisbogen.

Sehr wichtig für die Funktion ist der Schlitz über der Spitze des Os margin. extern. zwischen den beiden Gelenkkalotten (Taf. VI, Fig. 1). Zieht man das Proximalglied nach vorne, so zieht der Schlitz von der Ausgangsstellung über dem Dreieck nach vorne, bis der Grat an seinen Hinterrand stößt. Weiter kann die Bewegung nicht ausgeführt werden, da sonst der Grat schon das Os margin. extern. aufschlitzen müßte. Diese weiteste Ausnutzung des Spaltes wird erreicht, wenn die Arthropterygia rechtwinklig vom Körper

abstehen (= Spreizstellung). HOFFMANN nahm auf Grund seiner Modellkonstruktion an, daß diese Stellung die Ausgangsstellung gewesen sei, und die Tiere die Arthropterygia nun von ihr aus nach vorn bewegt hätten, so daß sie wie zwei spitze Spieße nach vorne ragten. Diese Stellung ist g a r n i c h t möglich, da der Jugularteil mit dem Gelenk nach außen vorspringt und so mit seinen vorragenden Ecken das Vorziehen automatisch verhindert. Ferner kehrt der Helm seine ebene Fläche nach hinten, der Grat ist schräg nach außen gerichtet und nicht nach vorne. Versucht man das Proximalglied in die erwähnte Stellung zu bringen, so sieht man sofort, daß es nur dann geht, wenn man das Gelenk auseinanderbricht. Die Fig. 1 auf Taf. IX, die genau nach einem großen Knochen ausgeführt ist, stellt alles sofort klar.

Wenn das Tier die Arthropterygia um 90° vom Körper abspreizt, so umfaßt der Gelenkspalt genau die Helmleiste, eine kuglige Bewegung ist in dieser Stellung völlig ausgeschlossen. Ziehen wir nun das Glied

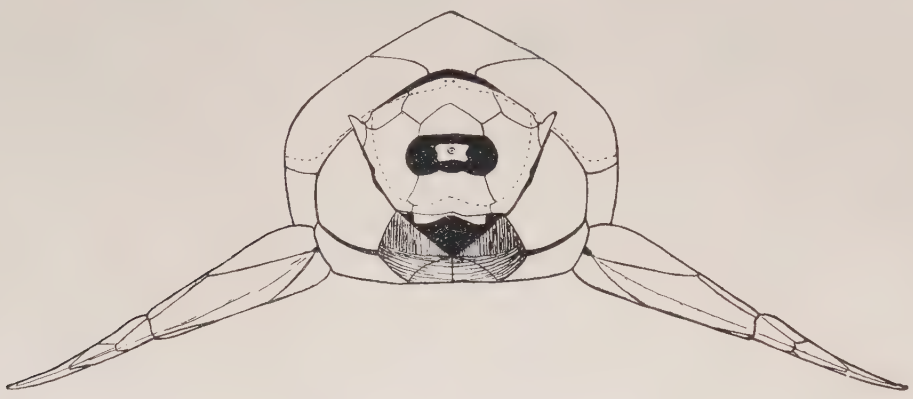

Abb. 21. Rekonstruktion von *A. ornata*, Vorderansicht des Tieres mit gespreizten Arthropterygia und gesenktem Schädeldach. Die Trennungswand zwischen Kopf und Rumpf senkrecht schraffiert.

nach hinten, so schiebt sich die Gelenkspalte vorne am Helm hoch, bis wir das dreieckige Muskelfeld zu sehen bekommen. Zugleich nähert sich der hintere Rand des Spaltes, der von dem Os axillare gebildet wird, dem Achselloch. Dadurch wird jetzt die Eintrittsöffnung für die Weichteile recht klein. Man sieht, daß bei dieser Stellung die Spaltenränder nicht dicht an der Leiste liegen, da jetzt der breiteste Teil der Gelenkspalte die Leiste umfaßt (Abb. 22 b). Theoretisch wäre nun eine kleine Bewegung um eine horizontale und zur Hauptachse des Rumpfes senkrecht stehende Achse denkbar. Um diese Möglichkeiten näher zu untersuchen, nahm ich eine Reihe von Messungen vor. So maß ich vor allem die Krümmungsradien der einzelnen Pfannenhälften. Die Krümmungen längs der Leiste sind auf beiden Seiten ziemlich gleich und ihre Krümmungsmittelpunkte liegen auf der Drehachse, um die die normale Bewegung ausgeführt wird. Mißt man die Krümmungen senkrecht zur Leiste, so stellt man fest, daß die Krümmungsradien beider Pfannenhälften verschieden lang sind. Die obere Pfannenhälfte hat einen beträchtlich größeren Krümmungsradius, ist also weniger stark gekrümmt als die untere Hälfte. Mit dem LEITZ'schen makroskopischen Zeichenapparat kann man diese Messungen recht genau ausführen. Die Messungen an ganz verschiedenen Exemplaren führten zu demselben Resultat. Beide Kreisbögen haben verschiedene Mittelpunkte gehabt und damit ist die Unmöglichkeit einer Kugelbewegung sehr wahrscheinlich gemacht. Allerdings könnten ja genau wie bei rezenten Tieren Knorpellagen den nötigen Ausgleich bewirkt haben. Wie dem auch sei, eine solche Bewegung war

dann jedenfalls nur in der Rückstellung möglich; je mehr das Proximalglied vorgezogen wurde, um so genauer paßten Spalt und Leiste aneinander und verhinderten die Kugelbewegung.

Die schematische Darstellung der Bewegungen im Gelenk zeigt, daß das Proximalglied durch diese in der Rückstellung vielleicht möglich gewesene Bewegung nur ganz geringe Lageveränderungen erfährt (Abb. 22).

Zum Schluß möchte ich noch kurz das Gelenk mechanisch charakterisieren. Das Gelenk hält durch Umschluß zusammen. Die Bewegung der Gelenkflächen ist ein drehendes Flächenschleifen.

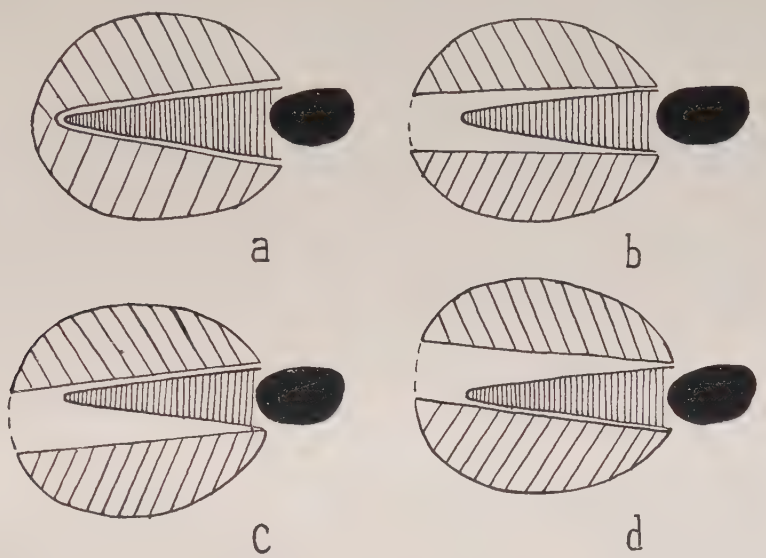

Abb. 22. Schematische Darstellung der nicht ganz ausgeschlossenen Lageveränderungen des Gelenkkopfes des Proximalgliedes in der Rückstellung. Schwarz das Achselloch, senkrecht schraffiert die Helmleiste, schräg schraffiert der Querschnitt durch die Gelenkknochen des Proximalgliedes. a Spreizstellung; Bewegung um die Längsachse des Gliedes ausgeschlossen. b Die Normalstellung des Gelenkkopfes in der Rückstellung des Gliedes. c und d die vielleicht möglich gewesenen kleinen Bewegungen um die Längsachse.

Kreiselbewegungen sind ausgeschlossen. Das Gelenk hat den ersten Grad der Freiheit. Waren die zuletzt besprochenen Bewegungen möglich, so hat das Glied in den Stellungen noch den zweiten Freiheitsgrad. Der Bewegungsumfang ist dann allerdings äußerst klein. Die Ebene der Hauptbewegung steht etwas geneigt zur Horizontalebene.

B. Das Transversalgelenk der Arthropterygia.

a) Anatomie.

(Taf. V, Fig. 1, 2, 3; Taf. VI, Fig. 1, 2, 3, 4 u. Taf. VII, Fig. 1, 2.)

Dieses Gelenk ist ein zusammengesetztes; von beiden Gliedern nehmen je vier Knochen an seiner Bildung teil. Am Proximalglied sind drei gesonderte Gelenkflächen vorhanden. In der Innenseite des distalen Endes

des Os margin. extern. (Taf. VI, Fig. 8) ist genau in der Kante eine Gelenkfläche ausgebildet. Es ist eine kantige Mulde, die auf der Ventralwand von breiteren Gelenkflächen umgeben ist und nach vorne zu oft zu einem rundlichen Körper anschwillt. Der Siebknochen ist glatt, also hat hier inniger Kontakt stattgefunden. Diese Gelenkfläche ist von denen der Ossa orbiculata getrennt. Das Os orbiculatum dorsale entsendet distalwärts einen scheibenartigen Vorsprung, der vom tuberkulierten Knochenteil durch einen glatten Streifen getrennt wird. Der kreisbogenförmige Rand der Scheibe ist ziemlich scharf. Ein Teil der Scheibe ist Siebknochen, auf der Innenseite aber ausgedehnter als auf der Außenseite. Zum Os margin. extern. zu ist der Siebknochen glatt. Sehr ähnlich sind die Gelenkflächen des Os orbiculatum ventrale. Der Scheibenvorsprung ist ebenfalls auf beiden Seiten mit Siebknochen bedeckt. Auch hier ist die Stelle stärkster Reibung zum Os margin. extern. gelegen. Obgleich das Os margin. intern. keine Gelenkfläche hat, muß es hier doch beschrieben werden, da ohne dasselbe ein Verständnis der Bewegung nicht möglich ist. Die Dorsal- und Ventralwand dieses Knochens sind nicht gleich lang. Die Ventralwand ist am distalen Ende bogenförmig ausgeschnitten (Taf. VI, Fig. 5), genau so, wie man es an dem vorletzten Glied des fünften Thorakalbeines vieler Krabben beobachten kann. Die funktionale Bedeutung dieses Ausschnittes ist leicht zu verstehen.

Am Gelenk des Distalgliedes ist alles erhaben, was am Proximalglied hohl ist und umgekehrt. Am Gelenkende des Os articulare externum finden wir zwei getrennte Gelenkflächen. Die eine Gelenkstelle ist der Kiel, der im Profil betrachtet gebogen ist. Der Krümmungsradius läßt sich gut messen. Oft findet man distalwärts eine grubige Vertiefung. Die zweite Gelenkstelle ist die tiefe spaltartige Tasche, die durch Gabelung der Dorsalwand in zwei Platten entsteht. In diesen Spalt legt sich die Gelenkscheibe des Os orbiculatum dorsale. Die Fortsetzung dieser Gelenkspalte findet man auf dem Os articulare dorsale und erst beide Knochen zusammen bilden die ganze Gelenkspalte. Meist haben beide Knochen gleichviel Anteil an diesem Gelenk, manchmal jedoch das Os articulare externum etwas mehr. Ganz ähnliche Verhältnisse findet man auf der Ventralseite, nur bildet hier das Os artic. ventrale meistens allein den ganzen Spalt. Das Os articulare int. hat keine Gelenkflächen mit Siebknochen, da seine Bewegung im Os marginale int. ohne Gelenkschleifen stattfand.

Man könnte dieses Gelenk als stark zusammengesetztes Scharniergelenk bezeichnen, und zwar als Querscharnier, doch wird man damit keineswegs der morphologischen Eigenart dieses Gelenkes gerecht. Auch von einem Schneiden-Rinnengelenk kann man nicht sprechen, da bei einem solchen die Bewegung nach beiden Seiten der Längsachse ausgeführt wird. Bei unserem Gelenk schleifen Scheiben in entsprechenden spaltartigen Taschen. Man könnte dieses Gelenk als eine ganz besondere Spezialform eines Zylindergelenkes auffassen. Stellt man sich nämlich vor, daß aus einem massiven Zylinder so viel fortgenommen würde, daß nur noch an zwei Stellen scheibenförmige Reststücke nachbleiben, so hätte man einen Teil unseres Gelenkes. Ob diese Scheiben gleich großen Radius besitzen oder nicht, ist für die Funktion belanglos, solange ihre Mittelpunkte auf e i n e r zu den Scheiben senkrechten Geraden liegen, man also in gewissem Sinn von konzentrischen Kreisen, die aber nebeneinander auf einer Achse liegen, sprechen kann. Mit den beiden Ossa orbiculata bildet das Proximalglied den Zylinder, das Distalglied liefert den Hohlzylinder. Zugleich aber bildet auch die Kante des Os articulare externum ein Zylinderreststück und das Os marginale extern. den entsprechenden Hohlzylinderabschnitt (Taf. XI, Fig. 5). Mechanisch ist diese Erscheinung leicht zu verstehen, anatomisch aber weniger leicht, da die Knochen bald umfassen, bald umfaßt werden. Ich nenne dieses Gelenk ein S c h e i b e n z y l i n d e r s c h a r n i e r, ohne damit das Gelenk vollkommen charakterisieren zu können.

b) Mechanik.

(Taf. IX, Fig. 2 u. Taf. XI, Fig. 5, 6.)

Die Mechanik ist relativ einfach. Man hat Flächenschleifen an drei Stellen zu unterscheiden. Einmal zwischen dem Os margin. extern. und dem Os artic. extern., dann zwischen dem Os orbiculatum dorsale und dem Os artic. dorsale, zuletzt zwischen dem Os orbiculatum ventrale und Os artic. ventrale. Die Drehachse geht durch die distalen Enden der beiden Ossa orbiculata und auf ihr liegen die Mittelpunkte aller Kreise, die durch die Gelenkscheiben und den Gelenkkiel des Os artic. extern gebildet werden. Die spaltartigen Taschen des Distalgliedes, die die Scheiben umfassen, gleiten auf dem Rande der Scheiben entlang. Zugleich gleitet der Gelenkkiel des Os artic. extern. in der Rinne des Os margin. extern., indem er bald heraustritt, bald völlig hineingleitet, wie die Fig. 2 auf Taf. IX zeigt. Durch die allseitige Verzahnung erhält das Gelenk eine feste Führung. Das Gelenk hat nur den e r s t e n G r a d der Freiheit. Die Drehung findet nur in einer Ebene statt. Die Bewegungsebene fällt mit der des Proximalgliedes zusammen. Der Bewegungsumfang ist sehr gering, das Distalglied kann höchstens um 32° nach innen gebogen werden (Taf. IX, Fig. 2).

Nach außen kann das Distalglied nicht gebogen werden, da schon in der Stellung, wo das Distalglied die gerade Fortsetzung des Proximalgliedes bildet, der Gelenkkopf des Os artic. extern. fest im Os margin. extern. steckt, und die Kanten beider Knochen aneinander stoßen. Damit ist eine weitere Bewegung ausgeschlossen.

Das Gelenk hält durch K r a f t s c h l u ß, nicht durch Umschluß zusammen. Man braucht sich jedoch nur vorzustellen, daß die Scheiben sich einkrümmen, die Gelenktaschen eine entsprechende Veränderung erführen, und wir hätten echten Umschluß. In mancher Beziehung würde so ein Gelenk stark an das Schultergelenk erinnern. Die Scheiben entsprächen den Kalotten, die Taschen den Pfannenhälften, der gesamte Gelenkkopf des Distalgliedes dem Helm.

Über die Muskulatur des Transversalgelenkes läßt sich kaum etwas sagen. Ausgesprochene Muskelfacetten findet man kaum irgendwo im Innern der Glieder, abgesehen von den Knochenvorsprüngen im Os orbiculatum dorsale und -ventrale. Am Gelenkkopf des Distalgliedes haben vielleicht Muskeln inseriert. Ebensowenig hat man Anhaltspunkte über die Länge der Ursprungsstrecke und Ansatzstrecke der Muskeln. Aber auch hier gibt uns die Konstruktion des Gelenkes vollkommenen Aufschluß über die Art und den Umfang der Bewegung.

C. Das Arthropterygium als kinematische Kette und seine Funktion.

Das Arthropterygium ist eine kinematische Kette, die aus zwei Gliedern besteht. Nehmen wir den Rumpf des Tieres als Ausgangsglied der kinematischen Kette, so hat sie drei Glieder und zwei Gelenke, wobei das erste Glied als feststehend betrachtet werden soll. Ferner wollen wir dem Schultergelenk nur den ersten Grad der Freiheit zuschreiben. Man hätte dann zwei Gelenkachsen, die mit der Ventralebene einen Winkel von ca. 75° bilden. Die Gelenke mit einem Freiheitsgrade sind Scharniere. Wir haben also eine Kette mit zwei parallel geschalteten Scharnieren. Damit erlangt das Distalglied den zweiten Grad der Freiheit und jeder Punkt des Gliedes wird f l ä c h e n l ä u f i g. Die bestrichene Fläche ist eben und liegt in der bestrichenen Bewegungsebene des Proximalgliedes. Der von der Spitze des Distalgliedes beschriebene Flächenstreifen ist natürlich sehr schmal und bildet etwas mehr als einen Viertelkreisbogen. Jeder Punkt des Proximal-

gliedes mit Ausnahme desjenigen, durch den die Drehachse geht, ist l i n i e n l ä u f i g, und beschreibt ebenfalls einen Viertelkreisbogen. Die Außenkante des Arthropterygiums durchschnitt bei der vorziehenden Bewegung das Wasser. Das Proximalglied arbeitete bei der Rückbewegung mit seiner fast senkrecht gestellten Innenfläche gegen das Wasser, so daß bei einer energischen Bewegung der Körper des Tieres wohl nach vorne bewegt worden sein mag.

Einen entscheidenden Einfluß müssen die Arthropterygia dagegen auf die Steuerung ausgeübt haben, ganz abgesehen davon, ob dieses nun ihre Hauptfunktion war oder nicht. Bei einem gradlinigen, durch den Schwanz als Motor bewirkten Vorwärtsschwimmen des Tieres mußte durch einseitiges Vorziehen der einen Extremität sofort eine Drehung des ganzen Tieres nach der Seite dieser Bewegung bewirkt werden. Der Widerstand des Wassers an der seitlich ausgestreckten Extremität bewirkte eine Drehung um eine ideale senkrechte Achse. Selbst bei raschester Fortbewegung müssen die Extremitäten schon durch ihre Größe eine sofortige Schwenkung verursacht haben. Wie nun beim Emporschwimmen oder Herabsenken des Tieres die einzelnen Stellungen der Extremität die Bewegung beeinflußt haben mögen, ist natürlich ohne Modellversuche kaum sicher anzugeben. Beim Schwimmen zwischen dichten Pflanzenmengen oder Steinen und ebenfalls beim raschen Vorwärtsschwimmen müssen die Gliedmaßen natürlich dem Körper angelegen haben.

Liegt das Proximalglied in der Rückstellung der Seitenwand des Rumpfes dicht an, so muß das Distalglied erst die beschriebene Knickung nach innen ausführen, um ebenfalls dicht an dem Rumpf anzuliegen. Dabei liegt nicht etwa die gesamte Ventralfläche des Distalgliedes am Rumpf angepreßt sondern nur der an der Innenkante liegende Rand der Ventralseite. Durch diese Stellung wird der Widerstand, den das Arthropterygium auch in der Rückstellung in einem gewissen Maße gegen das Wasser leistet, soweit als möglich reduziert. Das scheint mir eine wesentliche Funktion des Transversalgelenkes des Arthropterygiums gewesen zu sein.

Die Annahme, daß die Arthropterygia vorstreckbare A b w e h r - oder A n g r i f f s o r g a n e waren, oder ein F a n g a p p a r a t nach Art der Greiffüße der *Squilla mantis*, wird heute nicht mehr aufrecht erhalten.

Eine neue Erklärung über die Funktion der Arthropterygia gibt Jaekel (Paläontol. Zeitschrift 1926). Er spricht vom „Wendelgang" der „Goniaspida" und einer „stakenden Ruderbewegung" der Asterolepiden. Diese Annahmen Jaekel's beruhten auf Spekulation, und es erübrigt sich wohl, dazu Stellung zu nehmen.

D. Das Occipitalgelenk.

a) Anatomie.

(Taf. V, Fig. 4 u. Taf. XI, Fig. 1.)

Das Occipitalgelenk ermöglichte die Bewegung des Kopfes gegen den Rumpf. Das Gelenk besteht aus zwei spiegelbildlich gleichen Teilen rechts und links von der Hauptebene. Das Os articulare dorsi stellt die Gelenkkonkavität, das Os artic. capitis die Konvexität dar. Erstere Gelenkfläche geht von der absteigenden Wand des Os art. dorsi aus, wie die Fig. 4 auf Taf. V zeigt. Die Gelenkfläche springt in die vordere Rumpföffnung vor und ihre Längsachse ist transversal horizontal gestellt. Die Fläche selbst ist nach vorne zu offen, so daß sie nicht die Gelenkrolle des Schädels trägt, sondern diese lehnt sich nur gegen sie an. Sie stellt einen Abschnitt eines Hohlzylinders dar. Eigenartig ist die Erscheinung, daß die Gelenkfläche aus einer größeren Zahl von konkaven Flächen besteht, zwischen denen recht tiefe glatte Rinnen verlaufen. Stellung und Anzahl dieser Flächen wechseln recht stark. Oft verschmelzen einzelne miteinander. Ganz konstant

ist immer eine große Fläche am Anfang des Hohlzylinders. Dann kann entweder nur eine einzige Gelenkfläche folgen, meist aber sind es deren zwei bis fünf. Die Unterseite des Processus obstans (Taf. VII, Fig. 3) trägt eine kleine aber konvexe Gelenkfläche, die mit der Vertiefung in der Außenecke des Os. art. capitis korrespondiert. Ab und zu findet sich eine kleine flache konkave Gelenkfläche auf der glatten Leiste, die vom Processus obstans nach unten und außen zieht. Ihr entspricht die kleine Gelenkfläche auf der Innenseite des Os sufflaminale.

Der Krümmungsradius des Hohlzylinders ist recht verschieden, manchmal so klein, daß der Krümmungsbogen desselben fast einen Halbkreis bildet.

Auf der absteigenden Leiste am Hinterrande des Os art. capitis befindet sich eine Reihe von Gelenkkondylen (Taf. IV, Fig. 4). Am größten ist auch hier der erste am meisten außen stehende Kondylus. Er hat eine viel größere Krümmungsfläche als die anderen und oft eine nierenförmige Gestalt. Die folgenden Kondyli sind meist klein und verschmelzen öfters. Den Abschluß bildet meist ein ziemlich lang gestreckter und flach ausstreichender. Der große Kondylus hat jedenfalls bei der Bewegung die Hauptaufgabe. In der Vertiefung für den Processus obstans findet sich manchmal eine konkave Gelenkfläche, doch ist sie nur selten gut ausgebildet.

Denkt man sich die einzelnen Kondyli zu einer Walze verschmolzen, so hätten wir ein echtes Zylinderscharnier. Die beiden Gelenke rechts und links lassen sich gut mit zwei Angeln eines Deckels vergleichen. Ich nenne diesen Gelenktypus ein K o n d y l u s r e i h e n s c h a r n i e r.

b) Mechanik.

(Taf. XI, Fig. 2.)

Das Gelenk hält durch K r a f t s c h l u ß zusammen, da selbst im günstigsten Falle der Hohlzylinder den Vollzylinder nur halb umgreift. Das Gelenk hat den e r s t e n G r a d der Freiheit. Die Bewegung verläuft um eine Achse, die transversal gelegen ist; die Schädeldecke bewegt sich folglich nach oben und unten, d. h. vertikal und in der Hauptebene. Der Erfolg dieser Bewegung ist der, daß einmal die vordere Schädelöffnung, beim lebenden Tier also wohl auch die Mundöffnung, vergrößert und verringert wird. Ob dabei der Mund geöffnet oder geschlossen wurde, läßt sich bei *Asterolepis ornata* natürlich nicht feststellen. Zugleich mit dem Öffnen und Schließen der vorderen Schädelöffnung schließt und öffnet sich die Nackenspalte zwischen dem dorsalen Vorderrand des Rumpfpanzers und dem Hinterrand des Schädels. Die Drehachse liegt etwas nach vorne vor dem hinteren Schädelrand.

Dem Processus obstans ist eine ganz bestimmte Rolle zugewiesen, er funktioniert als S p e r r g e l e n k. Sobald sich nämlich der Hinterrand des Os occip. med. unter den dorsalen Vorderrand des Rumpfes schiebt, greift der Processus obstans in die Vertiefung der Außenecke des Os art. capitis und hemmt jede weitere Bewegung. Unterstützt wird er in seiner Funktion vom Os sufflaminale, das sich bei der eben erwähnten Bewegung mit seiner Gelenkfläche auf die entsprechende des Os. art. dorsi dicht neben den Processus obstans legt, und so ebenfalls eine weitere Hebung des Schädels verhindert. Der Processus obstans legt sich also in die Spalte zwischen der Außenkante des Os. art. capitis und der Einbuchtung des Os sufflaminale, die ihn von oben und unten bedeckten, und funktioniert somit als echtes Sperrgelenk.

Im Gelenk führt der große Kondylus die Hauptbewegung aus. Bei geschlossener Nackenspalte liegt der dorsale Teil desselben in der großen konkaven Gelenkfläche, bei geöffneter der ventrale. Der Drehungs-

winkel beträgt ungefähr 30°. Die geöffnete Nackenspalte ist ca. 10 mm weit. Weit öffnet sich natürlich die vordere Schädelöffnung. Die Messung der Winkel kann mit recht großer Genauigkeit ausgeführt werden, da uns die Länge der Schenkel des Winkels und die Größe des Kreisbogens jederzeit zugänglich sind. Hypothetisch wird erst die Beantwortung der Frage nach den wirkenden Muskeln.

Die zwei tiefen Eindrücke auf der absteigenden Hinterwand des Os occip. med. waren vermutlich Stellen, wo Muskeln inseriert haben (Taf. IV, Fig. 12). Ferner befindet sich eine typische Muskelfacette auf der Innenseite des Vorderendes des Os med. dorsi. Von letzterer können sich Muskeln zu den erst erwähnten Facetten erstreckt haben. Ich führte eine schematische Konstruktion der Muskeln durch, um zu prüfen, ob die Muskeln bei der Bewegung auch eine Verkürzung aufweisen und ob sie günstig angreifen. Wie die schematische Skizze (Taf. XI, Fig. 2) zeigt, erweist sich diese Muskelanordnung als äußerst günstig. In dem Augenblick, wo der Schädel maximal gesenkt ist, greift der Muskel direkt senkrecht am Os occip. med. an, eine für die Drehkomponente äußerst günstige Lage, da sie fast in einer Linie mit der Muskelresultante liegt. Da die Ursprungsstrecke bedeutend kleiner ist als die Ansatzstrecke, so wird beim Anziehen des Schädels an den Rumpf der Ansatzwinkel ein stumpfer. Noch immer ist die Drehkomponente groß; die Gelenkkomponente wird negativ, sie weist vom Gelenk fort. Nur dadurch, daß die Gelenke viel tiefer liegen als die Ansatzstellen der Muskeln, kommt die günstige Muskelwirkung zustande. Vielleicht inserierten die Muskeln auch an einem knorpligen Schädel. Nur dürfen sie nicht tiefer ansetzen, als die Gelenkstelle liegt, da sich sonst ihre Wirkung natürlich umkehrt. Wäre uns die genauere Lage des Gehirns, der Medulla oblongata und der Chorda bekannt, so hätten wir schon viel mehr Anhaltspunkte über die wirkenden Muskeln.

Jaekel hatte die Bewegungen des Schädels als eine Bewegung gedeutet, die die Funktion des Beißens unterstützte. Er sprach vom „Fallbiß" der Antiarchi. Zu einer Untersuchung des Mundes dieser Fische ist *Asterolepis ornata* nicht geeignet. Eher lassen sich die Verhältnisse an den kanadischen Bothriolepiden studieren. Noch wissen wir über diese Dinge viel zu wenig, um mit Bestimmtheit sagen zu können, daß die Mundteile, soweit sie zum Skelett gehörten, nicht durch Muskeln direkt bewegt werden konnten. Die Bedeutung der Kopfbewegung für das Tier ist noch völlig unklar, so genau wir auch sonst über Art und Umfang der Bewegung orientiert sind. Das Nackengelenk der Rochen, das manche Analogie aufweist, ist uns der Bedeutung nach genau so unklar, obgleich es sich hier um rezente, der Beobachtung zugängliche Tiere handelt.

E. Das Operculargelenk.

Dieses Gelenk befindet sich zwischen dem Außenrand des Os laterale und dem Innenrand des Os extralaterale. Es ist das am wenigsten differenzierte Gelenk von *Asterolepis ornata*. Auf den erwähnten Rändern befinden sich erhabene Gelenkflächen, die aber nicht ausgesprochene Kondyli bilden, und es ist schwer zu sagen, welche Flächen konvex und welche konkav sind. Die Gelenkflächen des Os laterale scheinen eher als konvex bezeichnet werden zu können. Messungen über den Bewegungsumfang lassen sich am Gelenk natürlich nicht durchführen, doch ist es klar, daß der Bewegungsumfang nur gering gewesen sein kann. Das Gelenk hielt durch Kraftschluß zusammen und hatte nur einen Grad der Freiheit. Über die wirkenden Muskeln finden sich am Os extralaterale keine Anhaltspunkte. Vermutlich erfolgte dieses Schließen und Öffnen des Knochendeckels passiv durch die Bewegungen des wohl darunter befindlichen Kiemenkorbes.

II. Teil.

Cypholepis livonica nov. gen., nov. spec.

Die Fig. 16 u. 17 auf Taf. IV geben einen sehr eigenartigen Knochen wieder, der nicht zu *Asterolepis ornata* gehört, wohl aber mit Sicherheit das Os medium dorsi einer unbekannten Antiarchi-Art darstellt. Ich besitze nur vier Exemplare von diesen Knochen, von denen das größte und am besten erhaltene hier abgebildet ist.

Die Tuberkeln gleichen denen eines Os med. dorsi von *A. ornata* vollkommen. Sie sind rund und flach, fließen zusammen und lassen deutlich eine Anordnung in Reihen erkennen.

Seinem Charakter nach stimmt dieser Knochen genau mit dem Os med. dorsi von *A. ornata* überein. Auch die Dicke ist dieselbe. Besonders fällt die Ähnlichkeit auf, wenn man den Knochen von innen besieht: die gleiche Ausbildung des Decksaumes, der gleiche schmale und dünne freie Vorderrand, dessen Einzelheiten allerdings nicht so ausgeprägt sind wie bei *A. ornata*. Ganz neu und eigenartig aber sind zwei Merkmale, die man auf der Außenseite wahrnimmt. Auf der Mitte des Knochens befindet sich eine flache Winkelfurche, deren Schenkel nach hinten, deren abgerundete Spitze nach vorne gerichtet ist. Sie erinnert auffallend an die Winkelfurche auf dem Os med. dorsi der Gattung *Bothriolepis*, nur sind die Schenkel recht kurz (10 mm). Ganz abweichend aber von allen bisher bekannten Gattungen der Antiarchi ist das Vorderende gestaltet. Hier sehen wir auf jeder Seite zwei schöne Sohlsäume, die dort, wo der Knochen sich plötzlich stark verbreitert, enden. Auf der Unterseite dieser Verbreiterung beginnt dann der Decksaum. An der Stelle, wo der Sohlsaum endet, ist der Knochen stark eingebuchtet. Der Vorderrand des Knochens ist im Vergleich zu *A. ornata* noch schmäler. Der Knochen ist also am Vorderende vom Os art. dorsi überlagert worden, und zwar in so charakteristischer Weise, daß man für die Art, die ein solches Os med. dorsi besaß, eine eigene Gattung errichten muß. Jch nenne diesen neuen Vertreter der Antiarchi *Cypholepis livonica* (*κυφός* = höckrig). Ob diese Gattung nun zur Familie der Asterolepiden oder Bothriolepiden gehört, kann natürlich einstweilen noch nicht festgestellt werden. Die außerordentliche Seltenheit dieser Funde wird wohl auch noch in Zukunft der Lösung dieser Frage im Wege stehen. Man könnte einwenden, daß dieser Knochen möglicherweise gar nicht zu den Antiarchi, sondern etwa zu den Arthrodira gehört. Nun handelt es sich hier um einen Knochen, der in der Mittellinie des Rückens lag. Der entsprechende Knochen der Arthrodira ist mit dem der Antiarchi gar nicht zu verwechseln, da er viel massiver ist und auf der Innenseite stets eine charakteristische hinten herausragende Leiste trägt.

Zwei histologische Schliffe durch den beschriebenen Knochen lassen aufs beste die völlig sichere Zugehörigkeit zu den Antiarchi erkennen. Wir finden alle drei typischen Schichten der Antiarchiknochen ausgebildet. Die Größe und Form der Knochenzellen gleicht völlig denen von *Asterolepis ornata* (Taf. III, Fig. 18 bis 27). Die übrigen, nicht zu den Antiarchi gehörenden Fische des baltischen mittleren Old Red haben einen so anderen histologischen Aufbau der Knochen, daß auch, abgesehen von den morphologischen Verhältnissen, die Nichtzugehörigkeit dieses Knochens zu ihnen dadurch aufs beste bewiesen wird. Die vier Originalstücke befinden sich im Museum des Geolog.-Paläont. Institutes in Berlin.

Anhangsweise sei hier der auf Taf. IV, Fig. 18 und 19 dargestellte Knochen erwähnt. Die flachen Tuberkel sind typische Antiarchi-Tuberkel. Drei histologische Schliffe weisen völlige Übereinstimmung in allen drei Schichten mit denen von *A. ornata* und *Cypholepis* auf. Mir scheint der Knochen eher zu *Cypholepis* zu gehören,

da ich mir nicht denken kann, wohin dieser gewölbte, dünne und mit Nähten versehene Knochen bei *Asterolepis ornata* gehören soll. Bei *A. ornata* sind ja eigentlich nur die Knochen der Mundregion und die der Orbita (falls letztere vorhanden waren) unbekannt; Mentalia aber scheinen diese Knochen ganz und gar nicht zu sein. *Cypholepis* weicht vielleicht auch in anderen Merkmalen als denen des Os med. dorsi von *Asterolepis ornata* ab, und es ist daher wahrscheinlicher, daß dieser Knochen ihm zukommt.

Das so merkwürdig gedrungene Os distale auf Taf. VIII, Fig. 8, das sich ebenfalls mit den Resten von *Cypholepis* und dem eben erwähnten Knochen im gleichen Knochenlager fand, gehört vielleicht auch nicht zu *Asterolepis ornata*. Die Partie zwischen a—b ist viel kürzer als bei *A. ornata* und außerdem ist der Knochen, abgesehen von seiner Kürze, viel dicker. Doch wäre es ebenso gut denkbar, daß er von einem Individuum von *A. ornata* herstammt, dem im ganz jugendlichen Alter die distale Hälfte des Knochens abbrach und dadurch dem übrig gebliebenen Teil des Knochens bei der Heilung diese merkwürdige Gestalt verlieh. Die Originalstücke befinden sich ebenfalls im Paläont. Museum in Berlin.

III. Teil.

Das Antiarchi-Problem.

1. Systematik der Antiarchi.

Die Antiarchi werden bekanntlich in vier bezw. fünf Gattungen eingeteilt: 1. *Asterolepis* Eichw., 2. *Gerdalepis* Hoffmann, 3. *Pterichthys* Ag., 4. *Mikrobrachium* Traquair und 5. *Bothriolepis* Eichw. Das Prinzip der Einteilung bezieht sich hauptsächlich auf die Art der Nahtverbindung des Os. med. dorsi mit den angrenzenden Seitenknochen. Dieses Einteilungsprinzip ist durchaus ungeeignet, um den Grad der Unterschiede hervorzuheben. Berücksichtigt man alle Unterschiede, so kommt man zu dem Resultat, daß man drei Gruppen unterscheiden muß: 1. die Gattungen *Asterolepis*, *Gerdalepis* und *Pterichthys*, 2. die Gattung *Mikrobrachium* und 3. die Gattung *Bothriolepis*. Obgleich die Gattung *Mikrobrachium* noch wenig genau bekannt ist, so fehlt vor allem jegliche genauere Kenntnis des Schädels, scheint sie sich doch recht wesentlich im Bau des Rumpfpanzers, speziell der Form und der Überlagerungsverhältnisse des Os med. dorsi und wohl auch im Bau der kleinen Arthropterygia von den anderen Gattungen zu unterscheiden. Die Abtrennung dieser Gattung soll aber nicht allein auf die Unterschiede, sondern vor allem auf unsere sehr geringen Kenntnisse dieser Form hinweisen.

Deutlich ist der Unterschied zwischen der ersten und der dritten Gruppe. Am Schädel beobachten wir folgende Unterschiede. Das Os med. post. ist bei der ersten Gruppe ein recht großer fünfeckiger Knochen, bei der dritten dagegen ein kleines hinten abgerundetes Knöchelchen, das in den Vorderrand des Os occip. med. eingelassen ist, so daß letzteres an der Begrenzung der Orbita teilnimmt. Ferner fehlt den Bothriolepiden der Occipitalast des Sinnesliniensystems des Kopfes. Dafür gibt der Lateralast auf dem Os laterale einen kurzen Seitenzweig ab; auch besitzt diese Gruppe ein zweites Furchensystem auf dem Os occip. med., das flach ist und einen nach vorne offenen Winkel bildet. Es treten bei ihr in der Orbita mehrere Scleroticalplatten und eine sogenannte Ethmoidalplatte auf *(B. canadense* und *B. panderi)*. Die erste Gruppe hat zwei Ossa semilunaria, die dritte nur ein einziges. Auf dem Rumpf hat die dritte Gruppe wiederum eine flache Winkelfurche, die auf dem Os med. dorsi liegt und deren Äste nach hinten divergieren. Diese Furchen

gleichen der auf dem Arthropterygium von *Asterolepis*. Die Rumpfquerschnitte sind bei beiden Gruppen verschieden. Die erste Gruppe hat einen höheren Rumpf und andere Rumpfkanten als die dritte. Das Proximalglied der Gruppe 1 hat ein wohl ausgebildetes Os orbiculatum dorsale, das mit dem Os artic. superius, dem Os margin. extern. und dem Os margin. intern. in Verbindung tritt. Bei der dritten Gruppe ist dieser Knochen ganz klein und berührt nur die beiden Marginalplatten, die jetzt proximalwärts aneinander grenzen. Bei *Bothriolepis* sind die beiden proximalen Gelenkplatten viel länger und treten stets über der Spitze des Os margin. extern. miteinander in Berührung. Das Distalglied läßt meist bei dieser Gruppe die zahlreichen ursprünglichen Elemente erkennen.

Patten gibt noch für *B. canadense* ein Os praelaterale mit Furche an, „Maxillen" und „Mandibeln" (= Mentalia), einen aus mehreren Knöchelchen bestehenden Balken vor dem Os ventrolat. ant., ferner einen Knochenzapfen auf der Innenseite des Vorderendes des Os med. dorsi. Ich kann mir kein Urteil über Patten's Angaben erlauben, da ich nicht Gelegenheit und Zeit hatte, mir so gut erhaltene Bothriolepidenreste zu verschaffen und zu untersuchen.

Der Unterschied in den Überlagerungsverhältnissen des Os med. dorsi ist systematisch wenig brauchbar, da danach *Pterichthys* und *Bothriolepis* trotz aller Unterschiede zusammengehören müßten. Dabei ist dieses der einzige Unterschied zwischen *Asterolepis* und *Pterichthys*, die sich sonst fast völlig gleichen. Nach meiner Untersuchung der Syndesmosen von *Asterolepis ornata* muß die von Hoffmann aufgestellte Gattung *Gerdalepis* (= Beyrich's *Pterichthys rhenanus*) eingezogen werden. Charakteristisch für diese Art ist das hohe und spitze Os med. dorsi. Diese Art muß demnach *Asterolepis rhenana* heißen. Hoffmann hat auch eine Gattung *Makrobrachium* für einige kanadische Formen, die er unter dem Namen *Bothriolepis canadense* vorfand, geschaffen, weil diese Formen Plattenüberlagerungsverhältnisse aufweisen sollen wie die Gattung *Mikrobrachium*, sonst aber sich durch besonders lange Arthropterygia auszeichnen. Solange nicht genauere Beschreibungen und Abbildungen dieser Tiere vorliegen, kann man diese Gattungsnamen ignorieren.

Will man nicht den Gattungsnamen *Pterichthys* einziehen, so muß man mehrere Familien aufstellen, die dann die Unterschiede der Gruppen ihrer Bedeutung gemäß hervorheben. Es liegen also zwei Einteilungsmöglichkeiten vor:

I. Antiarchi.

Fam. Asterolepidae
1. Gen. *Asterolepis*
2. „ *Mikrobrachium*
3. „ *Bothriolepis*

Anhang: Gen. *Cypholepis* nov. gen.

II. Antiarchi.

1. Fam. Asterolepidae
   Gen. a) *Asterolepis*
   „ b) *Pterichthys*
2. Fam. Mikrobrachiidae
   Gen. *Mikrobrachium*
3. Fam. Bothriolepidae
   Gen. *Bothriolepis*

Anhang: Gen. *Cypholepis* nov. gen.

Vielleicht erweist sich *Mikrobrachium* bei genauerer Erforschung als Gattung der Familie der Bothriolepidae. Die alte Einteilung mit einer Familie und fünf Gattungen muß aufgegeben werden, da sie keineswegs die morphologischen Verhältnisse klar wiedergibt. Die Einteilung II ist am geeignetsten, wenn auch die geringen Unterschiede zur Aufstellung von Familien vielleicht nicht gut reichen. Die von mir aufgestellte Gattung *Cypholepis* mag nur anhangsweise erwähnt werden, da von ihr zurzeit noch viel zu wenig Material vorliegt.

2. Das Arthropterygium der Antiarchi.

Das Arthropterygium der Antiarchi ist bisher als Ruderorgan (Pander) oder Seitenorgan (O. Abel) bezeichnet worden. Zum Rudern ist dieses Gebilde höchst ungeeignet. Als Seitenorgan bezeichnet man ganz allgemein ein Sinnesorgan der Fische, der Name ist also schon längst vergriffen. Handelt es sich denn überhaupt um ein Organ? Die bekannte Definition eines Organes als eines Gewebekomplexes, welcher durch Abgrenzung gegen die Umgebung eine abgeschlossene Gestalt angenommen hat, um eine einheitliche Funktion zu vollziehen, kann auf dieses Gebilde keineswegs angewendet werden, besonders wo uns seine Funktion noch völlig unbekannt ist. Leider findet man in keinem Handbuch oder Lehrbuch der vergleichenden Anatomie eine brauchbare Definition des Begriffes Extremität. Es lag wohl eben nicht das Bedürfnis danach vor. Die paarigen Extremitäten der Arthropoden und Wirbeltiere können gut folgendermaßen definiert werden. Extremitäten sind: paarige, gegliederte, gegen den Körper abgesetzte Körperauswüchse, deren wesentliche Bestandteile Skelettelemente und Muskeln sind; sie bewegen das Tier fort oder beeinflussen die Fortbewegung oder haben eine andere Funktion. Diese Definition soll vor allem praktischen Zwecken dienen; sie soll kurz und klar einen für zahlreiche Tiere wesentlichen morphologischen Erscheinungskomplex herauslösen und hervorheben. Von der bei den Arthropoden und Wirbeltieren wohl verschiedenen Genesis der Extremitäten ist in dieser Definition nichts enthalten. Wir wissen heute noch viel zu wenig über die phylogenetische Entstehung dieser Gebilde, um darauf eine Definition errichten zu können. Auch sind für morphologische Zwecke Objekte nicht nach einem kurzen Anfangsstadium zu definieren, sondern nach einem konstanten charakteristischen Zustand.

Die „Ruderorgane" der Antiarchi sind nun paarige, gegliederte, gegen den Körper scharf abgesetzte Auswüchse des Rumpfes, deren wesentliche Bestandteile Knochen und Muskeln sind, deren Funktion in ihrer Eigenbewegung liegt. Zwar sind fossil erhaltene Muskeln nicht beobachtet worden, aber an ihrem einstmaligen Vorhandensein in den Gliedern des „Ruderorgans" ist nicht zu zweifeln.

Die Extremitätennatur der „Ruderorgane" ist also völlig gesichert. Schon der Umstand, daß sie sich aus Knochen und Muskeln zusammensetzen, spricht dafür.

Ist nun diese Extremität der Brust- oder Bauchflosse der Fische homolog, natürlich im phylogenetischen Sinne, oder ist es eine Extremität sui generis? Die Bauchflossen können wir ruhig aus der Betrachtung ausschalten. Die Homologie mit den Brustflossen sicher zu beweisen oder abzulehnen, ist augenblicklich nicht möglich. Die Lage und die Versorgung der Extremität mit Muskeln der hypaxonischen Muskulatur, sie liegen nämlich tief unterhalb der Seitenlinie, spricht dafür.

Eigenartig und völlig von den bekannten Brustflossen der Fische abweichend, ist die Ausbildung einer Knochenhülle, die die Muskulatur und ein wahrscheinlich vorhanden gewesenes Innenskelett einschloß, und eine Gliederung in zwei nahezu gleich große Glieder. Die Muskeln der Gliedmaßen fanden ihre Ansatzpunkte und Stützen im Inneren dieser Knochenhülle. Wir wissen nichts über die Phylogenie dieser Extremitäten, ebensowenig wie über die Herleitung der paarigen Flossen, der Ichthyopterygia der Fische. Trotz verschiedener Ausbildungsformen weisen letztere doch eine große Einheitlichkeit im Grundplan auf, genau wie das Cheiropterygium der Tetrapoden. Die Einbeziehung der Antiarchiextremität in den Extremitätentypus des Ichthyopterygiums würde daher zu den größten definitorischen Schwierigkeiten führen. Aus diesem Grunde führe ich den neuen Namen „Arthropterygium" ein, der auf die gelenkig-gegliederte Ausbildung dieser Extremität hinweist. Dieser Begriff ist dann dem Begriff Ichthyopterygium koordiniert und bezieht sich auf eine ganz besondere Differenzierung einer Fischextremität. Sollte sich

auch mit der Zeit eine Homologie der Arthropterygia mit den Brustflossen der Fische herausstellen, so hat doch das Arthropterygium so wenig mit den Flossen Gemeinsames, ist überhaupt ein so hoch differenziertes Gebilde, daß es seinen eigenen Namen mit Recht verdient. Die Bezeichnung „Ruderorgan" noch weiter zu gebrauchen, hieße bewußt an einer mangelhaften und irre führenden Bezeichnung festhalten.

3. Vergleichend-morphologische Betrachtung der Antiarchi.

In diesem Abschnitt soll der Bauplan der Antiarchi ohne jedes theoretische Vorurteil mit den Bauplänen anderer Fischgruppen verglichen werden, und zwar im Sinne der idealistischen Morphologie. D. h. es wird eine Voruntersuchung geleistet, die einzig zurzeit möglich ist. Idealistische Morphologie kann nicht das Ziel biologischer Wissenschaft sein; solange aber die Physiologie und in unserem Falle vor allem die Phylogenie, also die Biologie als genetische Individualwissenschaft, mit ihren Untersuchungen noch nicht einsetzen können, muß die nötige Basis von der Morphologie geliefert werden.

A. Vergleich der Antiarchi mit den Ostracodermen.

Zu diesem Vergleich kommen von letzteren, soweit sie überhaupt eine einheitliche Gruppe darstellen, nur die Cephalaspidomorphi in Frage. Es ist die Lage der Augen mit dazwischengelegenem Pinealforamen, die Lage der sog. Ductus endolymphatici (Trematapis), der Mangel sicherer Elemente der Kieferbögen, die ventrale Lage des Mundes und andere Übereinstimmungen im Habitus, die oft zu Vergleichen herangezogen wurden. Wichtig wäre eine genaue Untersuchung der von Lankester (1869) abgebildeten paddelähnlichen gepanzerten Gebilde hinter den Cornua der Cephalaspida, die ebenfalls ganz entfernt eine habituelle Ähnlichkeit mit den Arthropterygia aufweisen, falls die Abbildungen der Wirklichkeit entsprechen. Aber leicht können sich alle diese Ähnlichkeiten als Konvergenzen erweisen, und es ist beim heutigen Stande unserer Kenntnisse über diese Formen durchaus verfrüht, endgültige Schlüsse über die Beziehungen dieser Gruppen zueinander zu ziehen. Augenblicklich ist man jedenfalls ganz allgemein geneigt, beide Gruppen völlig voneinander zu trennen (Kiaer, Stensiö).

B. Vergleich der Antiarchi mit dem Pisces.

Hierzu kommen natürlich nur die Fische mit einem Knochenskelett in Frage, die über einen echten Bauplan desselben verfügen. Der Bauplan der Arthrodira, der Bauplan der Teleostomen in seinen mannigfachen Abwandlungen und der der Dipnoi sind es, die verglichen werden sollen. Anhangsweise kann auch der Bauplan der Stegocephalen herangezogen werden, der ja, was den Schädel anbetrifft, eine nicht zu leugnende Ähnlichkeit mit dem der Crossopterygier aufweist. Stensiö vertritt den Standpunkt, daß die Arthrodira Elasmobranchier seien, ihr Bauplan also gewissermaßen den Bauplan eines Knochenskelettes dieses Stammes darstelle. Eine Stellungnahme zu dieser Frage liegt natürlich außerhalb des Rahmens dieser Arbeit, genau wie eine Stellungnahme zu den Hypothesen über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den devonischen Crossopterygiern, Dipnoern und den Stegocephalen.

a) Antiarchi und Arthrodira.

Schädel.

Zur Veranschaulichung der Baupläne seien die Schädel von einem Acanthaspiden, von *Coccosteus decipiens*, *Homosteus* und *Asterolepis* abgebildet (Taf. XII, Fig. 1, 2, 4, 6, 7). Außer der Lagebeziehung der Knochen ist noch das System der Sinneslinien, die Lage der Augen und das vermutliche Pinealorgan (die Epiphyse) zu beachten. Das Os occip. med. und das Os art. dorsi von *Asterolepis* lassen sich recht gut mit dem Medianoccipital und dem Externaloccipital der Arthrodira vergleichen, obgleich bei diesen die vermutlichen Ductus endol. fehlen und die Gelenkbildung eine andere ist. Ferner ließe sich auch das Os pineale beider Gruppen vergleichen. Diese Knochen nehmen eine ähnliche Lage in beiden Bauplänen ein, scheinen also homolog oder besser gesagt homotypisch zu sein. Wie steht es aber mit den anderen Knochen, die Jaekel so zwanglos miteinander homologisieren zu können glaubte? Einmal haben die Arthrodira neben den schon erwähnten mehr Knochen, nämlich sieben paarige und einen unpaarigen, wobei ich von dem als Prämaxille gedeuteten Knochen absehe, im Gegensatz zu den fünf übrigbleibenden bei den Antiarchi, von denen zwei noch dazu unpaarig sind. Die bei den Antiarchi zwischen dem eigentlichen Schädeldach und dem Os extralaterale vorhandene Gelenkspalte fehlt den Arthrodira, bei denen wir überhaupt nicht ganz genau über die Knochen der Schädelseiten orientiert sind. Die einzelnen Abschnitte der Sinneslinien lassen sich kaum durchweg miteinander vergleichen, eine Übereinstimmung besteht nur in dem Anfangsteil auf den occipitalen Gelenkknochen. Bei den Arthrodira ist der Verlauf der Linien völlig konstant. Schwer läßt sich auch die Stellung der Augen vergleichen, die innerhalb der Gruppe der Arthrodira wechseln kann. Wohl läßt sich denken, daß bei den Arthrodira noch eine weitere Entwicklung in der Richtung auf die Augenstellung der Antiarchi theoretisch möglich gewesen sei. Aber bei den Antiarchi ist eine andere Stellung als die vorhandene schwer denkbar, allenfalls noch zwischen dem Os laterale und dem Os med. ant. Eine Stellung zwischen dem Os laterale und dem Os extralaterale scheint ganz ausgeschlossen, da ja dort die Gelenkspalte liegt und das Os extralaterale sehr wahrscheinlich als Kiemendeckel funktioniert hat. Mir scheint die Lage der Augen bei den Antiarchi schon vor der Herausbildung des Bauplanes der Schädelknochen festgelegt worden zu sein. Bei seinem Vergleich der Schädel erwähnte Jaekel gar nicht die Existenz des Os angulare und anderer Wangenknochen der Arthrodira, gibt dafür aber ein Bild von den Sinneslinien bei *Pterichthys* (1903, Nr. 2, Fig. 3, S. 11), das keineswegs der Wirklichkeit entspricht. Bei der Besprechung der Osteologie der Antiarchi habe ich schon darauf hingewiesen, daß die flachen winkligen Furchen auf Kopf und Rumpf von *Bothriolepis* nicht mit den übrigen tief eingesenkten Sinneslinien der Antiarchi zu vergleichen sind. Sie können daher nicht ohne weiteres mit den Sinneslinien der Arthrodira verglichen werden. Jaekel hält die unpaarigen Knochen Os med. ant. und Os med. post. für ursprünglich paarig, doch fehlt dafür jeder Beweis. Die Behauptung ließe sich erst aufstellen, wenn uns ältere Formen mit paarigen Elementen an den entsprechenden Stellen bekannt wären. Will man unbedingt einen Vergleich durchführen, so kann man höchstens sagen, daß das Os laterale z. B. Teilen des Präorbitale, Postorbitale, Marginale und vielleicht Centrale und Suborbitale der Arthrodira entspricht. Über den Wert solcher Homologisierungen zu diskutieren, erübrigt sich wohl. So wenig wir bei den Antiarchi über die Knochen und den Bau der Mundregion wissen, so scheinen sie doch wesentlich in Bau und Stellung von den Kieferknochen der Arthrodira abzuweichen. Vor allem muß die Lage der Mundknochen festgestellt werden und damit die Zugehörigkeit der Knochen zur oberen oder unteren Mundregion.

Faßt man das Resultat dieses Vergleiches zusammen, so muß man zugeben, daß vom Standpunkt idealistischer Morphologie eine Übereinstimmung beider Baupläne nicht vorhanden ist. An die Stelle der idea-

listischen Betrachtung muß die Phylogenie treten, das bedeutet nichts anderes, als die Vorläufer und Vorfahren dieser Tiergruppen zu entdecken suchen. Erst das ist der einzig methodisch richtige Weg zur Beantwortung dieser Frage.

Rumpfpanzer und Extremitäten.

Mehr Übereinstimmung zeigen die Baupläne der Rumpfpanzer, speziell was die Lage einzelner Platten betrifft, weniger allerdings in bezug auf den Bau. Den Arthrodira fehlt ein dem Os med. dorsi post. entsprechender Knochen, sonst aber setzt sich ihr Rumpfpanzer aus mehr Knochen als bei den Antiarchi zusammen. Die gleiche Lage nehmen das Os med. dorsi der Antiarchi und das Mediandorsale der Arthrodira ein. Im Bau weichen die Knochen allerdings sehr stark voneinander ab. Den Antiarchi fehlt der bei den Arthrodira so gewaltig entwickelte Kiel auf der Innenseite des Knochens. Ferner läßt sich das Os art. dorsi mit dem Anterior dorsolaterale vergleichen und die beiden Knochen des Os dorsolaterale post., die schon frühzeitig miteinander verknöchern, mit dem Posterior dorsolaterale und dem Posterior laterale. Letzterer soll bei dem Acanthaspida fehlen[1]; vielleicht ist er ähnlich wie bei den Antiarchi mit dem oberen Knochen verschmolzen. Ein Analogon zum Anterior laterale und Spinale (Jaekel) fehlt den Antiarchi. Ersteren Knochen homologisierte Jaekel mit der unteren Hälfte des Os art. dorsi. Letzterer ist aber ein völlig einheitlicher Knochen und nicht wie der auf ihn folgende embryonal aus zwei Stücken verschmolzen. Am meisten gleichen sich die ventralen Teile des Rumpfpanzers. Das Os med. ventris kann man mit dem Medianventrale, das Os ventrolaterale post. mit dem Posterior ventrolaterale, das Os semilunare mit dem Interolaterale (= Jugulare Jaekel) vergleichen. Den Antiarchi fehlt ein Analogon zu dem Anterior-Medianventrale. Jaekel's Zeichnung (Geol. Ges. 1903, Fig. 7, S. 19) der Ventralseite eines *Pterichthys milleri* ist Konstruktion. Vergleicht man das Os ventrolat. ant. mit dem Anterior ventrolaterale, so muß man nicht vergessen, daß dieser Knochen bei den Antiarchi das Gelenk für die Arthropterygia trägt, von einem Achselloch durchbohrt wird und dem Kopf als Unterlage dient. Von alledem ist bei den Arthrodira nichts zu merken; es sei denn, daß man den Versuch macht, die Arthropterygia mit den Spinalia der Arthrodira zu vergleichen. Ich lehne letzteren Vergleich völlig ab. Man müßte dann schon annehmen, daß das bei den Antiarchi fehlende Anteriorlaterale in der Seitenwand des Os ventrolat. ant. stecke. Eine Ähnlichkeit besteht bei beiden Gruppen in der Verdickung der freien Ränder der beiden Rumpfpanzeröffnungen, die funktionell ohne weiteres verständlich ist.

Die Ähnlichkeit im Rumpfpanzer beider Gruppen wird meistens als Konvergenz gedeutet. Jedenfalls sind die Unterschiede am Rumpfpanzer nicht ganz so bedeutend wie am Schädel, obgleich sie auch nicht als geringfügig betrachtet werden dürfen. Taf. XII, Fig. 1, 3, 4, 5 und Abb. 9, 11, 12, 13, 21.

b) Antiarchi und die Teleostomen, Dipnoi und Stegocephalia.

Schädel.

Bei diesem Vergleich scheiden die Teleostier mit ihrem einheitlichen und stabilisierten Bauplan natürlich aus. Von den Actinopterygiern eignen sich zum Vergleich nur die älteren Formen mit ursprünglichen Merkmalen wie z. B. *Palaeoniscus*, *Acipenser* (Abb. 24), *Amia*, *Lepidosteus* u. a. Innerhalb

[1] Die Schrift von A. Heintz über die Acanthaspiden erschien erst nach Abschluß dieser Arbeit. Ich habe aber ihre Ergebnisse noch verwerten können.

der Crossopterygia sind es die devonischen Formen, die noch am ehesten einen Vergleich zulassen. Besonders der Schädel von *Eusthenopteron foordi* (Abb. 23) ist dazu geeignet. Bei den meisten dieser alten Teleostomen ist der Bauplan des Schädels noch nicht stabilisiert, wenn man so sagen darf, überall finden sich noch Partien mit Mosaikfelderung, auf die O. Abel in seinen „Stämme der Wirbeltiere" ausführlich

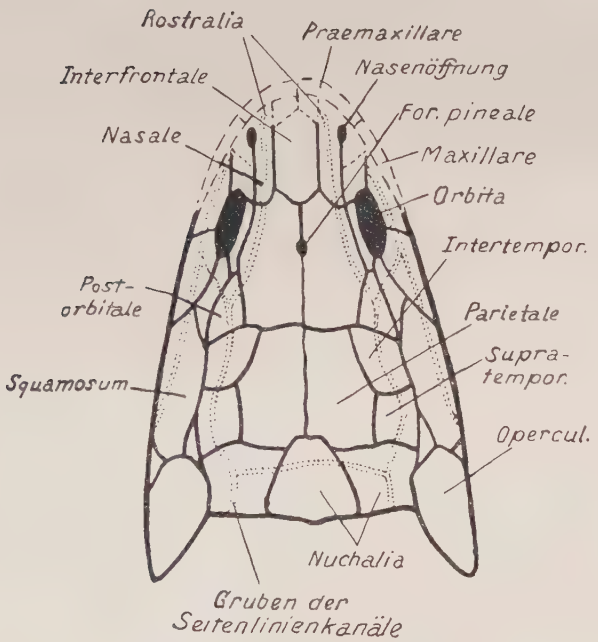

Abb. 23. *Eusthenopteron foordi* Whiteaves aus dem Oberdevon der Scaumenac-Bay in Canada. Schädel. (Nach Stensiö aus Versluys, Vergl. Anatomie).

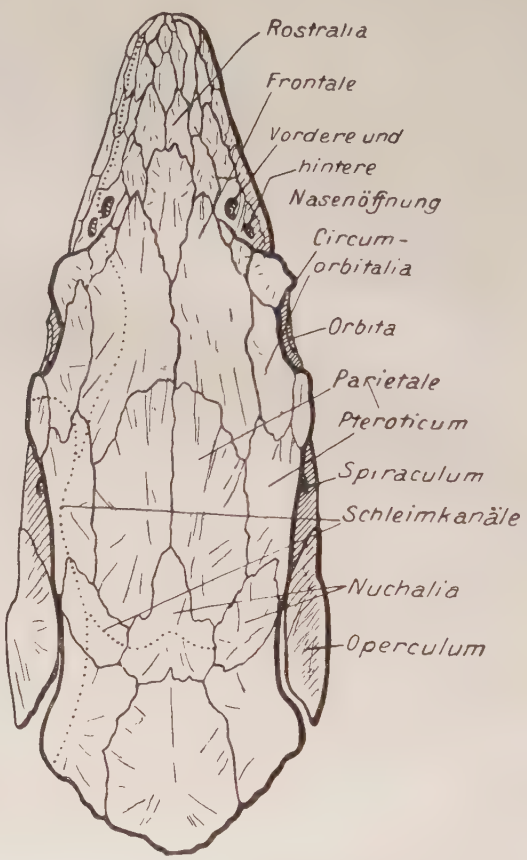

Abb. 24. *Acipenser*. Schädel. (Aus Versluys, Vergl. Anatomie.)

hinweist. Bei *Eusthenopteron* machte sich eine Stabilisierung bemerkbar und es tritt eine überraschende Ähnlichkeit mit dem Schädelbauplan der Stegocephalen auf, die vielleicht sogar auf phylogenetischer Grundlage beruht.

Bei *Eusthenopteron* sind es wieder die hintersten Elemente des Schädeldaches, die sogenannten Nuchalia (= Supratemporalia), die große Ähnlichkeit in Anordnung und Lage mit dem Os occip. med. und dem Os art. capitis der Antiarchi aufweisen. Das Seitenliniensystem mit seinem occipitalen Querast unterstreicht noch diese Ähnlichkeit. Dann aber folgen bei dem Crossopterygier paarige Parietalia, Frontalia, Maxillaria und Praemaxillaria, alles Knochen, die sich nicht gut mit den Elementen des Antiarchischädels vergleichen lassen.

Hier können die Stegocephalia gleich mitbesprochen werden, deren Deckknochenschädel an den eben erwähnten von *Eusthenopteron* stark erinnert. Bei den Stegocephalia sind es die Tabularia und Postparietalia

(= Dermosupraoccipitalia v. Huene's), die Ähnlichkeit mit dem Os art. capitis und dem Os occip. med. zu haben scheinen. Allerdings sind die Postparietalia durch den ganzen Stamm der Stegocephalia und weiter bei den Cotylosauriern paarig, ähnlich wie das mediane Nuchale bei *Polypterus* und *Amia*.

Bei den älteren Actinopterygia wie *Acipenser*, *Lepidosteus* usw. sind die medianen Nuchalia öfters unpaarig, oder sie treten gleich in einer größeren Anzahl auf, ja *Acipenser* hat sogar Iterationen dieser Elemente.

Sowohl bei den Crossopterygiern als auch bei den Actinopterygiern ist diese Ähnlichkeit der hintersten Schädelknochen wohl auf Konvergenz zurückzuführen.

Eine gewisse, wenn auch nur sehr unbedeutende Ähnlichkeit dieser Schädelpartie weisen einzelne der devonischen und carbonischen Dipnoer auf. Aber der Schädelbauplan dieser Formen ist kaum stabilisiert und scheint auch noch auf dem Mosaikstadium zu stehen. Zur Herausbildung eines für die Dipnoer typischen Bauplanes kommt es nicht, da bei den jüngeren Formen das Schädeldach von vorne und hinten reduziert wird und Knorpel an Stelle des Knochens tritt.

Schultergürtel.

Jaekel und Hoffmann haben den Rumpfpanzer der Antiarchi mit den Hautknochen des Schultergürtels der Teleostomen verglichen. Jaekel deutete in seinen älteren Arbeiten die vorderen medianen und lateralen Knochen als Nuchale, Operculum und Suboperculum, und nur die übrigen lateralen und ventralen Knochen verglich er mit dem Schultergürtel. Das Os ventrolat. ant. sollte der Clavicula, also einem Deckknochen des Procoracoid (= Coracoidale partim), entsprechen. Das Os ventrolat. post. bezeichnete er als Deckknochen der Coracoidea und nennt es Postclavicula. Das Os med. ventris nannte er Interclavicula, die Ossa semilunaria Jugularia. Die beiden Teile des Os dorsolat. post. nannte er Cleithrum und Supracleithrum.

Hoffmann faßt den gesamten Rumpfpanzer der Antiarchi als Deckknochenbelag des Schultergürtels auf, wobei die hinteren Elemente einfach als Iterationen der vorderen betrachtet werden.

Jaekel hatte den Rumpfpanzer ebenfalls mit den Deckknochen des Schultergürtels der Stegocephalen verglichen, wozu ihn wohl die äußere Ähnlichkeit der Interclavicula mit dem Os med. ventris angeregt hat.

In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse so, daß fürs erste noch kein Beweis für das Vorhandensein eines primären knorpligen Schultergürtels bei den Antiarchi gefunden ist, wenn es auch höchst wahrscheinlich ist, daß die Antiarchi einen solchen besessen haben. Es erscheint doch recht gewagt, den ganzen gewaltigen Rumpfpanzer nur als Deckknochenbelag des Schultergürtels aufzufassen, der ja in diesem Fall eine ganz enorme Ausdehnung gehabt haben müßte. Viel gewagter erscheint uns aber eine Homologisierung der einzelnen Elemente des Rumpfpanzers mit den Deckknochen des Schultergürtels. Vergleiche dürfen natürlich immer angestellt werden, aber mit einer Aufstellung einer Nomenklatur, die auf völlig spekulativer Grundlage ruht, sollte man doch bedeutend zurückhaltender sein und lieber die Ungelöstheit der Frage offen zugeben.

4. Die Stellung der Antiarchi im System.

Nach den Untersuchungen von Kiaer und Stensiö ist eine Einreihung der Antiarchi unter die Ostracodermen nicht möglich. Der histologische Aufbau der Panzer spricht ebenfalls dagegen.

Von jeher ist von deutschen Forschern auf die Ähnlichkeit der Antiarchi mit den Arthrodira hingewiesen worden, wogegen verschiedene Amerikaner wie Cope und Dean aber auch Hoffmann beide Gruppen von

einander trennten. Neuerdings hat sich STENSIÖ energisch für eine enge Verwandtschaft beider Gruppen, die er als Elasmobranchier mit knöchernem Außenskelett betrachtet, eingesetzt. JAEKEL rechnete zeitweilig sogar die Antiarchi als Familie zu den Arthrodira, obgleich die anderen Familien der letzteren unter einander nur sehr geringe Unterschiede aufweisen. Wegen der Unklarheit dieser Frage wies O. ABEL den Antiarchi eine eigene Unterklasse zu.

Meine Ausführungen werden wohl die Überzeugung gefestigt haben, daß es sich bei den Antiarchi um eine völlig geschlossene Gruppe handelt, die ihren eigenen Typus repräsentiert. Man denke nur an den so einheitlichen Bauplan des Schädels und Rumpfes, an die so höchst sonderbaren Arthropterygia. Man muß sie demnach als eine den Arthrodira koordinierte, nicht aber subordinierte Gruppe betrachten. Vielleicht gehören beide Gruppen tatsächlich irgendwie zusammen, aber keineswegs scheint die eine aus der anderen hervorgegangen zu sein. Ihre vielleicht gemeinsamen Vorfahren sind uns fürs erste völlig unbekannt. Bevor nicht STENSIÖ ausführliche Belege für seine These beigebracht hat, ist es wohl am besten, sich dem Vorgehen O. ABEL's anzuschließen und beide Gruppen als gesonderte Unterklassen der Fische zu behandeln.

5. Horizontale und vertikale Verbreitung der Antiarchi.

Die Antiarchi waren im Devon eine weit verbreitete Fischgruppe. Meistens sind sie im Gebiet des großen Old Red-Kontinentes gefunden worden, doch sind einzelne Arten auch in die südlichen Meere eingewandert. Neuerdings sind sie auch im Beacon-Sandstein am Granit Harbour des Victoria-Landes in der Antarktis entdeckt worden. Es lassen sich deutlich verschiedene Gebiete unterscheiden.

Im oberen Devon des Timans im hohen Nordosten Rußlands finden sie sich mit den von ROHON und HOFFMANN angegebenen Arten, die dringend einer neuen Untersuchung bedürfen. HOFFMANN nennt folgende Arten: *Asterolepis tschernytschewi* HOFFMANN, *Pterichthys schoendorfi* HOFFMANN, *Bothriolepis maeandrina* HOFFMANN, *B. retinata* HOFFMANN. Das Gebiet interessiert stratigraphisch durch die Wechsellagerung von kontinentalen und marinen Sedimenten. Die Sedimente sind im Gebiet einer hin und her wandernden Küste abgesetzt worden. Das zweite Gebiet ist das riesige baltisch-nordwestrussische Old Red-Gebiet, das am besten in Livland, Kurland, Estland und in den Gouvernements Pskow, Nowgorod, Petersburg und Olonez aufgeschlossen ist. Sehr gering ist die Zahl der Arten trotz der großen Verbreitung. Im mittleren Old Red finden sich ausschließlich Reste von *Asterolepis ornata* EICHW., zu denen noch Bruchstücke von *Cypholepis livonica* nov. gen., nov. sp. hinzukommen, einer noch sehr unbekannten Art. Im oberen Old Red findet sich in der gleichen Häufigkeit *Bothriolepis panderi* LAHUSEN, eine durch Häufigkeit und oft sehr guten Erhaltungszustand ausgezeichnete Art. Hat doch DM. OBRUTSCHEW in Leningrad bei dieser Form Orbitalknochen gefunden, die völlig mit denen von PATTEN bei *B. canadense* WHITEAVES gefundenen übereinstimmen. Das tiefste Vorkommen dieser Art ist noch festzustellen. In der älteren Literatur findet man auch die Namen *Asterolepis concantenata* EICHW. und *A. depressa* EICHW. für das mittlere und *Bothriolepis favosa* AG. und *Pterichthys major* AG. für das obere Old Red angegeben. Die Namen stammen aus der Zeit vor PANDER's Arbeiten und ich glaube nicht, daß ihnen bestimmte Arten entsprechen. Sie sind wohl damals für isolierte Platten der beiden leitenden Arten aufgestellt worden. Natürlich ist es keineswegs ausgeschlossen, daß noch neue Arten gefunden werden, besonders im oberen Old Red.

KIAER beschreibt Reste eines *Bothriolepis* spec. aus tief oberdevonischen kontinentalen Einschaltungen in das sonst kalkig-dolomitische Devon von Nowaja Semlja (Archangel Bay). Außer *Bothriolepis*

hat man noch spärliche Reste von *Glyptolepis* sp., *Gyroptychius* sp., *Osteolepis* sp., *Dipterus* sp. und einige Ichthyodorulithen gefunden. Mit dem Devon des Timan stimmt das Devon dieses Gebietes darin überein, daß es am Ostrande des Old Red-Kontinentes abgelagert wurde.

Ein weiteres Gebiet ist Spitzbergen, dessen wunderbare obersilurische und unterdevonische Fauna zurzeit von den Skandinaviern so intensiv bearbeitet wird. Es findet sich dort eine *A. ornata* sehr nahestehende Art, *Asterolepis scabra* A. S. Woodw., von der Klaas-Billen-Bay in Schichten, die jenen der Widjge-Bay entsprechen sollen. Ihr Alter wird als obermitteldevonisch oder unteroberdevonisch angegeben. Neben *A. scabra* finden sich *Psammosteus arenatus*, *Onychodus arcticus* und *Dictyonosteus arcticus*.

Die zahlreichsten Arten hat das Old Red Englands und Schottlands geliefert. Im Orkadian, dem mittleren Old Red Nordschottlands, der Orkney- und Shetlands-Inseln, das auf die große unterdevonische Sedimentationslücke dieses Gebietes folgt, finden sich drei Arten. *Pt. milleri* Ag. und *Pt. productus* Ag. (vielleicht zu einer Art gehörig) sind besonders häufig im Achanarras Band und in den Stromnes Flags. In den obersten Schichten des Orkadian, in dem gelben und roten Sandstein der John o Groats in Schottland und den Eday Sandstones der Orkneys, die auf eine kleine Sedimentationslücke zu folgen scheinen, findet sich *Mikrobrachium dicki* Traquair. Diese kleine wenig bekannte Art müßte genau untersucht werden, da sie manche interessante Eigentümlichkeiten aufweist. Im ob. Old Red findet sich in den Schichten von Nairn, die als die tiefsten Schichten des ob. Old Reds angesehen werden, *Asterolepis maxima* Ag. zusammen mit *Psammosteus tesselatus*, *Polyplocodus leptognatus*, *Coccosteus minor* und *Holoptychius decoratus*. Diese Art erinnert ungemein stark an *Asterolepis ornata* Eichw. Da diese Schichten diskordant auf dem Orcadian ruhen, werden sie zum oberen Old Red gezogen, so daß für englische Geologen *Asterolepis* als typisch oberdevonisches Fossil gilt.

In den auf die genannte Schicht folgenden finden sich verschiedene Bothriolepiden, so zuerst *Bothriolepis major* Ag. und *B. cristata* Traquair in Nordschottland. *B. leptocheira* Traquair und *B. hydrophila* Ag. im Midland Valley von Schottland, in Südschottland und den Cheviot-Hills *B. obesa* Traquair und *B. leptocheira*. In Südwales in England findet sich *B. macrocephala* Egerton.

In Deutschland ist uns aus dem obersten mittleren Mitteldevon von Gerolstein und Lüdenscheid *Asterolepis rhenana* Beyrich bekannt. Diese Form interessiert durch ihr Auftreten in rein marinen Schichten und durch das spitze Os med. dorsi und die Höhe des Rumpfpanzers, die die von *A. ornata* weit übertrifft.

Für das Devon des Kaiser-Franz-Joseph-Fjords von der Ostküste Grönlands wird eine *Asterolepis*-Art. *A. incisa* A. S. Woodw. neben *Holopt. nobilissimus* angeführt. Im Old Red des Gaase Fjordes von Ellesmereland hat man *Bothriolepis*-Reste, die als *B. hydrophila* bezeichnet werden, gefunden. Von dort stammen auch Pflanzenreste, 2 *Psammosteus*-Arten, eine *Coccosteus*-Art, *Glyptolepis paucidens* und *Holoptychius Scheii*.

Für das obere Old Red Ostkanadas speziell von der Scaumenac Bay, Quibek, ist *Bothriolepis canadense* Whiteaves ungemein charakteristisch. Diese Art dürfte wohl die am besten bekannte der Antiarchi sein. Eine neue Art aus diesem Gebiet, *B. traquairi*, beschreibt Bryant (1924).

Aus dem Chemung von Breadford country, Pennsylvania, und dem Catskill von Delaware country, New York, stammt die sehr interessante Form *B. minor* Newbery. In mancher Beziehung erinnert diese Form an *Mikrobrachium*. Aus dem Catskill von Tioga country, Pennsylvania, stammt *B. nitida* Leydy. Aus dem Chapmann sandstone von Aroostok country, Maine, stammt *A. clarkei* Eastman, eine Art, von der bisher nur ein einziges sehr zweifelhaftes Os med. dorsi post. gefunden worden ist. Diese Schichten sollen ein unterdevonisches Alter haben, doch ist ihre Stellung ganz unsicher. Diese Art kann ruhig unberücksichtigt bleiben, da der einzige Rest gar zu dürftig und unsicher ist und wohl zu *Acanthaspis* gehört. Aus dem

Westen der U.S.A. stammt *Bothriolepis coloradense* Eastman aus der oberdevonischen Elbertformation bei Rockwood und Devon Port in Colorado. Von dieser durch ihre geographische Lage interessänten Art wird behauptet, daß sie mehr an die europäischen als amerikanischen Bothriolepiden erinnert.

Aus dem Beacon-Sandstein von Granit Harbour, Victoria-Land (77. Breitengrad, gegenüber der Roß-Insel), Antarktis, den man früher zur sogen. Gondwanaformation rechnete, stammt *B. antarctica* A. S. Woodw. und die ganz zweifelhafte Art *Byssacanthoides debenhami* A. S. Woodw.

Die aus Australien als *Asterolepis ornata* var. *australis* McCoy beschriebenen Reste erwiesen sich nach den Untersuchungen Chapman's (1916) als Reste von *Phlyctenaspis australis* aus mitteldevonischen tonigen Schichten.

Hoffmann führt noch eine Art, *Mikrobrachium stegmanni* var. *canadense* und var. *balticum* an, ferner stellt er ein Genus *Macrobrachium* für bestimmte, als *Bothriolepis canadense* bezeichnete Exemplare mit besonders langen Arthropterygia und Plattenüberlagerungen wie bei *Mikrobrachium* auf. Nähere Angaben fehlen ebenso wie über die meisten von ihm aufgestellten Arten aus dem Timan.

Literaturverzeichnis.

Die Spezialliteratur über die Antiarchi.

1840. E. Eichwald: Die Tier- und Pflanzenreste des alten roten Sandsteines und Bergkalkes im nowgorodschen Gouvernement. Bull. Imp. Acad. Sci. St. Petersburg. 1846. 7.

1844. L. Agassiz: Monographie des poissons fossiles du vieux grès rouge ou système dévonien des Iles Britanniques et de Russie.

1848. H. Miller: Palaeoichthyologic notes supplement to the works of Prof. Agassiz. Quart. Journ. Geol. Soc. 1848. 4.

1848. — On the *Asterolepis* and other allied genera of fossil fishes from the Old Red Sandstone. Gardeners chronicle 1848. p. 836.

1848. M. G. Egerton: Observations on Mr. M'Coy paper on some fossil fishes of the Carboniferous period. Ann. Mag. Nat. Hist. 1848. 2 ser.

1848. — On *Pterichthys*. Quart. Journ. Geol. Soc. 1848. 4. p. 302—304.

1857. H. Miller: The testimony of the rocks; or geology in its bearings on the two theologies, natural and revealed. Edinburgh 1857.

1857. Chr. Pander: Die Placodermen des devonischen Systems. St. Petersburg. 1857.

1859. Longmuir: On the restoration of the *Pterichthys* in the testimony of the rocks (by H. Miller). Rept. Brit. Assoc. Adv. Sci. 29 meet. 1859(60).

1862. P. M. G. Egerton: On a new species of *Pterichthys* (*P. macrocephala* E.) from the yellow sandstone of Farlow country Salop. Quart. Journ. Geol. Soc. Sci. 1862. 18. p. 103—106.

1864. G. E. Roberts: On some remains of *Bothriolepis* from the Upper Devonian sandstones of Elgin. Rept. Brit. Assoc. Adv. Sci. 33 meet. 1863. 87. Quart. Journ. Geol. Soc. 1864. 20.

1867. C. W. Peach: On the fossil fishes of the Old Red Sandstone of Caithnes and Sutherland, with notices of some new to those countries. Rept. Brit. Assoc. Adv. Sci. 37 meet. 1867. 72.

1869. J. Miller: On the so-called hyoid plate of the *Asterolepis* of the Old Red Sandstone. Geol. Mag. 1869. 6.

1877. E. Beyrich: Über einen *Pterichthys* von Gerolstein. Ztschr. d. D. geol. Ges. 29. S. 752—756. 1877.

1880. I. Lahusen: Zur Kenntnis der Gattung *Bothriolepis* Eichw. Verh. Russ. Kaiserl. Mineral. Ges. St. Petersburg. 1880. 2 ser. 15. S. 125—138.

1880. H. v. Trautschold: Über *Bothriolepis Panderi* Lahusen. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. 1880(81). 55. Pt. 2. S. 169 bis 179.
1880. I. F. Whiteaves: On a new specis of *Pterichthys*, allied to *Bothriolepis ornata*, from the Devonian rocks of the north side of the Baie des Chalours. Amer. Journ. Sci. 1880. 3 ser. 20. p. 132—136.
1881. A. I. Fritsch: Über *Pterichthys*. Zeitschr. Ges. Naturw. 1881. 54. I. Heft, 1—8.
1885. E. D. Cope: The position of *Pterichthys* in the system. Amer. Naturalist. 1885. 19. p. 289—291. 2 fig.
1886. I. F. Whiteaves: Illustrations of the fossil fishes of the Devonian rocks of Canada. Part 1, 2. Trans. Roy. Soc. Canada. 1886(87), ibid. 1889. 6.
1888. R. H. Traquair: On the structure and classification of the Asterolepidae. Ann. Mag. Nat. Hist. 1888. 6 ser. 2. p. 485—504. 2 pl.
1890. A. S. Woodward: A new theory of *Pterichthys*. Ann. Mag. Nat. Hist. 1890. 6 ser. 6. p. 314—316.
1890. E. W. Claypole: Palaeontological notes from Indianopolis. (A. A. A. S.) *Pterichthys Castoroides* ect. Amer. Geologist. 1890. 6. p. 255—260.
1890. A. S. Woodward: A New Theory of *Pterichthys*. Ann. Mag. Nat. Hist. 1890.
1891. — The Devonian Fish-Fauna of Spitzbergen. Ann. Mag. Nat. Hist. 1891, p. 1—15.
1891. E. D. Cope: On the characters of some Palaeozoic fishes. Proc. U. S. Nat. Mus. 1891. 14. p. 447—463.
1891. Gürich: Über Placodermen und andere Fischreste im Breslauer mineral. Museum. Zeitschr. d. D. geol. Ges. 1891. 43. S. 302—311.
1891. J. V. Rohon: Über *Pterichthys*. Verh. Russ. Miner. Ges. St. Petersburg 1891. 2 ser. 28. S. 292—316.
1892. A. S. Woodward: Palaeozoic fishes. Geol. Mag. 1892. 3 ser. 9. p. 232—235.
1892. — Further Contributions to Knowledge of the Devonian Fishfauna of Canada. Geol. Mag. vol. IX. No. 341. 1892.
1893. R. H. Traquair: On the British species of Asterolepidae. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburg. 1893. p. 283—287. Vol. XI.
1897. E. R. Lankaster: The taxonomic position of the Pteraspida, Cephalaspida and Asterolepidae. Nat. Sci. 1897. 11. p. 45—47.
1900. J. V. Rohon: Die devonischen Fische vom Timan in Rußland. Sitzber. Böhm. Ges. Wissensch. Prag 1900. Nr. 8. 77 S. 45 Fig.
1900. A. S. Woodward: Notes and some Upper Devonian Fish-Remains discovered by Prof. A. G. Nathorst in East Greenland, Bihang Sv. Vet. Ak. Hdl. vol. 26. IV. no. 10. 1900.
1903. O. Jaekel: Organisation und systematische Stellung der Asterolepiden. D. geol. Ges. Nr. 2. 1903.
1904. Ch. R. Eastman: Asterolepid appendages. Amer. Journ. Sci. 1904. 4 ser. 18. p. 141—144.
1904. A. Kemna: Les récents découvertes des poissons fossils primitifs. Deuxième notice. Bull. Soc. Belge. Geol. 1904. 18. p. 3—78.
1904. Ch. R. Eastman: On upper Devonian fish-remains from Colorado. Amer. Journ. Sci. 1904. 4 ser. 18. p. 253—260. 6 fig.
1904. W. Patten: New facts concerning *Bothriolepis*. Biol. Bull. Woods Hole. 1904. 7 p. 119—124. 6 fig.
1904. R. H. Traquair: The fishes of the Old Red Sandstone of Britain. Part II. Monograpgh. Palaeontogr. Soc. 1894—1904.
1909. G. Hoffmann: *Asterolepis Rhenanus*. Centralbl. f. Min. etc. 1909. Nr. 16.
1911. — Die Ruderorgane der Asterolepiden. Palaeontographica 1911.
1915. J. Kiaer: Upper Devonian Fish-Remains from Ellesmere Land. Videnskabs-Selskabet i. Kristiania. 1915.
1916. G. Hoffmann: *Gerdalepis Rhenanus* nov. gen. Centralbl. f. Min. etc. 1916. Nr. 17.
1916. — *Gerdalepis Rhenanus* auch bei Lüdenscheid. Ibid. 1916. Nr. 18.
1916. — Heilungsvorgänge an devonischen Panzerfischen. Ibid. 1916. Nr. 20.
1916. F. Chapman: On the Generic Position of *Asterolepis ornata* var. *australis* M'Coy with Description of a new Variety. Proc. Roy. Soc. Victoria. 28. P. II. 211. 1916.
1917. Eastman: Fossil fishes in National Museum. Proc. U. S. Nat. Mus. 52. 1917. p. 235—304.
1918. E. Stensiö: Zur Kenntnis des Devons und Karbons an der Klaas Billenbay, Spitzbergen. Upsala. Geol. Inst. Bull. Vol. 16. 1918.
1921. A. S. Woodward: Fish-Remains from the upper Old Red Sandstone of Granite Harbour, Antarctica. Nat. Hist. Rep. Geol. I. No. 2. 1921. Brit. Mus. London.
1924. W. Bryant: A new species of Bothriolepis from the Upper Devonian of Canada. Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci., XIII, No. 3, S. 54—55. 1924.

1925. O. Jaekel: Über Organisation und Lebensweise der Asterolepiden. Paläontolog. Zeitschr. Bd. VII. Heft 3. 1925.
1926. J. Kiaer: A *Bothriolepis* Fauna from Arkhangel-bay, Novaya Zemlya, Norske Vidensk-Akademi. Report of the Scient. Results of the Norv. Exp. to Nov. Zemlya 1921. No. 32. Oslo 1926.
1927. Dm. Obrutschew: Die Orbitalverknöcherungen von *Bothriolepis Panderi* (russisch). Ann. de la Soc. Paléont. de Russie. Tom. VII. 1927 (1928).

Literatur zu Kapitel I, 4 (Histologie der Knochen).

1. Gebhard: Über das älteste geologisch bekannte Vorkommen von Knochengewebe (Placodermen). Verhandl. d. anat. Ges. Würzburg 1907.
2. E. S. Goodrich: On the Scales of. Fish, Living and Extinct. Proc. Zool. Soc. London 1907.
3. A. Heintz: Die downtonischen und devonischen Vertebraten von Spitzbergen. II. Acanthaspida. Skrifter om Svalbard og ishavet. 1929.
4. E. Hintscher: Die Osteoblastenlehre. Ergebn. d. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 27. 1927.
5. Kölliker: Handbuch der Gewebelehre. I. 1889.
6. Maurer: Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre. 1915.
7. R. L. Moodie: Studies im Palaepathology, 13. The Elements of the Haversian System in normal and pathological Structures among fossil Vertebrates. Biologia generalis 2. 1/2. 1926.
8. Schaffer: Lehrbuch der Histologie und Histogenese. 1922. 2. Aufl.
9. Scupin: Vergleichende Studien zur Histologie der Ganoidschuppen. Arch. f. Naturgesch. 1896. Bd. 1. H. 2.
10. E. Stensiö: The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitzbergen. Part. I. Det. Norske Videnskaps. Academi i Oslo. p. 32—41. 1927.
11. F. Weidenreich: Knochenstudien. I. Teil; II. Teil. Zeitschr. f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1923. 63. Bd.

Literatur zu Kapitel I, 6 (Anatomie und Mechanik der Gelenke).

1. Rud. Fick: Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke. 1., 2., 3. Teil. E. Fischer, Jena 1910.
2. V. Graber: Die äußeren mechanischen Werkzeuge der Wirbeltiere I und wirbellosen Tiere II. Leipzig 1886.
3. K. Langer: Über den Gelenkbau bei den Arthrozoen. Denkschrift Math.-Nat. Klasse Akad. Wiss. Wien. 13. Bd. 1860. S. 99—140.
4. Reuleaux: Kinematik im Tierreich. Braunschweig 1900. (Anhang zum Lehrbuch der Kinematik. 2. Bd.)

Lebenslauf.

Ich, Walter Gross, bin am 20. August 1903 als Sohn des Pastors Erwin Gross in Katlakaln bei Riga, Livland, geboren. Von 1911—1914 besuchte ich das Deutsche Progymnasium zu Wenden, von 1914—1915 das Ritterschaftliche Landesgymnasium zu Birkenruh bei Wenden, von 1916—1918 das Waltersche Privatgymnasium in Dorpat, von 1920—1923 das Deutsche humanistische Gymnasium in Riga, wo ich am 15. Juni 1923 das Zeugnis der Reife erhielt. Vom Herbst 1925 bis zum Frühjahr 1929 studierte ich in Marburg und im Sommersemester 1929 in Berlin Naturwissenschaften und Philosophie.

Meine Lehrer in Marburg waren: von Auwers, Claussen, Grüneisen, von Haffner, Heidegger, Jaensch, Korschelt, Nordhausen, Schindewolf, Schultze-Jena, Strecker, Valeton, Wedekind, Weigel.

In Berlin: Belowsky, Czaja, Hesse, H. Maier, Pompeckj, Schwemmle.